Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 38 (1967)

Artikel: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel

Autor: Gigon, Andreas

Kapitel: D.: Ergebnisse

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377656

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

2. *Stickstoff-Analysen*

Die Ammonium- und die Nitrat-Analysen wurden mit einer 10 oder 20 g ofentrockenem Boden entsprechenden Menge der betreffenden Bodenprobe durchgeführt. Zur Ammonium-Analyse diente die Mikrodiffusions-Methode nach CONVAY (1962), zur Nitrat-Analyse die 2,4-Xylenol-Methode (SCHARRER und SEIBEL 1956), die beide kolorimetrisch arbeiten. Die Absorption wurde mit einem Spektralphotometer gemessen (Beckmann, Modell B). Die meisten Analysen wurden doppelt ausgeführt.

Nach Mitteilung von Herrn Forstinspektor A. ANTONIETTI, Bern, können mit diesen Analysenmethoden nur Gehalte, die grösser als umgerechnet 2 mg Ammonium- bzw. Nitrat-Stickstoff/Liter Boden sind, genau gemessen werden. Bei geringeren Gehalten weichen die einzelnen Messwerte oft mehr als 100% (des Mittelwertes) vom Mittelwert aus 3–5 Bestimmungen ab. Eine einzige Bestimmung oder auch 2 Bestimmungen können daher bei geringen Gehalten keine genauen Zahlenwerte liefern; sie sagen lediglich aus, dass der Gehalt kleiner als der oben erwähnte Grenzwert ist.

3. *Messung des pH-Wertes*

Von der Mischprobe, die zur Bestimmung der Stickstoffmineralisation entnommen worden war, wurden je ca. 50 g in zwei Plastikbecher gefüllt und mit destilliertem Wasser zu einem dickflüssigen, homogenen Brei angerührt. Nach 5 Stunden wurde der Brei kräftig aufgerührt und der pH-Wert mit einer Glaselektrode gemessen (Gerät: Batterie-pH-Meter Metrohm, Typ E 280).

D. Ergebnisse

I. Vegetationsgliederung

1. *Vegetationstabelle*

Da die floristische Zusammensetzung des *Teucrio-Mesobrometum* und des *Colchico-Mesobrometum* von ZOLLER (1947, 1954a, b) schon eingehend untersucht worden ist, kann hier die Analyse der Vegetationstabelle (Tab. 1b im Anhang) kurz gefasst werden. In dieser Tabelle sind die Aufnahmen so angeordnet, dass von links nach rechts die Anzahl der Differentialarten des *Teucrio-Mesobrometum* pro Aufnahme abnimmt, während die Anzahl der Differentialarten des *Colchico-Mesobrometum* in der gleichen Richtung zunimmt. Was die Analyse dieser Tabelle betrifft, so genügt es, darauf hinzuweisen, dass die beiden Assoziationen einerseits eine ganze Reihe von sogenannten «Magerkeitszeigern» wie *Bromus erectus*, *Briza media*, *Koeleria cristata*, *Brachypodium pinnatum*, *Anthyllis vulneraria*, *Thymus pulegioides* und auch viele

andere Arten gemeinsam haben und dass sie sich andrerseits durch eine grosse Anzahl von Differentialarten leicht voneinander trennen lassen. Differentialarten des *Teucrio-Mesobrometum* sind z. B. die «Trockenheitszeiger» *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum* und *Asperula cynanchica* wie auch *Prunella grandiflora*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla verna*, *Aster amellus* und noch viele weitere Arten, worunter auch einige Moose. Differentialarten des *Colchico-Mesobrometum* sind z. B. *Colchicum autumnale*, *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, einige Düngewiesenpflanzen wie *Holcus lanatus*, *Heracleum sphondylium*, *Rumex acetosa* und *Arrhenatherum elatius*, der «Feuchtigkeitszeiger» *Succisa pratensis* und aus der Gruppe der Moose *Rhytidiadelphus squarrosus* und *Hylocomium splendens*.

In beiden untersuchten Assoziationen findet sich auch eine ganze Anzahl Waldpflanzen wie *Phyteuma spicatum*, *Anemone nemorosa*, *Hypericum montanum* und einige Moose, die wegen der Nähe des Waldes und der schwachen Konkurrenzierung durch andere Arten in diesen Grünlandgesellschaften gedeihen. Aus diesem letzten Grund gedeiht auch eine beträchtliche Anzahl sonst seltener Pflanzen sowohl im *Teucrio-Mesobrometum* wie im *Colchico-Mesobrometum*. Zu diesen Arten gehören einige *Orchidaceae*, *Gentianaceae*, *Crepis praemorsa* und andere.

Wie aus der Vegetationstabelle (Tab. 1 b) ersichtlich ist, kann durch die Differentialarten *Luzula pilosa*, *Stellaria graminea* und *Valeriana dioeca* eine feuchtere Variante vom übrigen *Colchico-Mesobrometum* abgetrennt werden. Einige «Trockenheits-» und «Wärmezeiger» wie *Koeleria cristata*, *Hieracium pilosella* und *Festuca ovina* s. l. sind in dieser Variante nur schwach oder gar nicht vertreten. Solche Bestände wurden nur am Nordabhang der Fringeli-Kette bei Bärschwil gefunden.

Viele Halbtrockenrasen werden heute nur noch sehr extensiv oder gar nicht mehr genutzt, was das Aufkommen vieler Sträucher und Bäume zur Folge hat, welche aber in Tab. 1b nicht berücksichtigt wurden.

2. Feuchte- und Stickstoffzahlen einiger noch nicht bewerteter Arten

Zahlreiche Begehungen von Halbtrockenrasen des Jura und von echten Trockenrasen der Oberrheinischen Tiefebene wie auch die Analyse der Vegetationstabellen von Zoller (1947 und 1954) ermöglichten es, das ökologische Verhalten einiger zum Teil seltener und in Ellenberg (1963, Tab. 112) nicht aufgeführter Arten kennenzulernen. Nach Rücksprache mit Herrn Prof. Dr. H. Ellenberg, Göttingen, wurden diese Arten in die ökologischen Gruppen, die er 1963 festgelegt hat, eingeteilt (siehe auch S. 33).

Tab. 1a. Geographische Lage der Aufnahmeflächen und der Probeflächen.

Teucrio-Mesobrometum

Laufende Nummer	Probefläche	Gemeinde (Kanton)	Flurname	Koordinaten
1	D1	Kleinlützel (SO)		599.27/252.90
2	B4	Blauen (BE)	westl. Hinterhärd	607.25/256.45
3	B2	Blauen (BE)	oberhalb Stelli	606.32/256.38
4	D2	Liesberg (BE)	unterhalb Tannig	600.24/251.06
5	B1	Blauen (BE)	vorem Berg	605.88/256.25
6		Dittingen (BE)	oberh. Hüslimatt	604.95/253.96
7		Liesberg (BE)	Liesbergweid	600.40/251.20
8	D7	Liesberg (BE)	Räschberg	598.87/251.31
9		Metzerlen (SO)	unterh. Usserholz	602.75/258.50
10	D4	Liesberg (BE)	Erhollen	598.44/250.66
11	A2	Bözen (AG)	Nätteberg	649.52/260.61
12		Soyhières (BE)	oberh. La Grosse Fin	596.24/249.81
13		Blauen (BE)	Räben	607.22/256.43
14	B3	Blauen (BE)	oberh. Räben	607.00/256.38
15		Röschenz (BE)		602.38/252.26
16		Nenzlingen (BE)	Stelli	609.37/255.68
17	A1	Bözen (AG)	Nätteberg, Ost	649.58/260.63
18		Blauen (BE)	Stelli	606.52/256.37
19		Blauen (BE)	Räben	609.37/255.68

Colchico-Mesobrometum

Laufende Nummer	Probefläche	Gemeinde (Kanton)	Flurname	Koordinaten
20		Hofstetten (SO)	Balmisried	603.10/256.32
21		Hofstetten (SO)		602.33/257.48
22		Kleinlützel (SO)	Huggerwald	599.91/251.40
23		Hofstetten (SO)	Bergmatten	605.57/256.65
24		Ziehen (AG)	Talmatt	650.20/257.43
25		Dittingen (BE)	westl. Hüslimatt	604.65/253.88
26		Metzerlen (SO)	Uf Ried	601.70/256.19
27		Burg (BE)	Bergmatten	599.76/255.83
28		Hofstetten (SO)	Vorhollen	604.10/257.23
29	A4	Elfingen (AG)		650.62/261.73
30	D5	Liesberg (BE)		598.00/250.75
31		Soyhières (BE)	südl. La Grosse Fin	596.49/249.24
32	A3	Elfingen (AG)		650.70/261.69
33	B7	Metzerlen (SO)	unterh. Baholz	601.63/256.44
34	B6	Hofstetten (SO)	Vorhollen, Ost	604.53/257.24
35	B5	Hofstetten (SO)	Vorhollen	604.37/257.07
36		Bärschwil (SO)	Gipsmatt	603.20/247.20
37	C1	Bärschwil (SO)		602.95/247.45
38	C3	Bärschwil (SO)	Modlen	602.03/247.12
39	C2	Bärschwil (SO)	Gipsmatt	603.02/247.15

Tab. 2. Ökologisches Verhalten einiger in Tabelle 112 in ELLENBERG (1963) nicht enthaltener Arten (w = Wechselfeuchtigkeit anzeigend).

F	N	Art	F	N	Art
2,5	2	*Anacamptis pyramidalis*	2	2	*Gentiana cruciata*
2	1	*Aster amellus*	1	1	*Linum tenuifolium*
0	2	*Blackstonia perfoliata*	2 w	2	*Peucedanum cervaria*
2 w	2	*Buphthalmum salicifolium*	2,5 w	2	*Ranunculus nemorosus*
2	1	*Bupleurum falcatum*	3,5 w	2	*Tetragonolobus maritimus*
0	2	*Centaurium umbellatum*	1	1	*Veronica prostrata*
2,5	2	*Coronilla varia*	2	2	*Vincetoxicum officinale*
2	2	*Hypericum montanum*			

Ausserdem wurde festgestellt, dass die in ELLENBERG (1963) für *Carex flacca* und für *Hypericum perforatum* angegebenen Feuchte- und Stickstoffzahlen das ökologische Verhalten dieser beiden Arten im Untersuchungsgebiet nicht richtig charakterisieren.

Carex flacca kommt nämlich auch im trockenen *Teucrio-Mesobrometum* mit grosser Stetigkeit vor und bildet dort auch Samen. Nach der Literatur kommt sie zudem häufig auf feuchten bis frischen Standorten vor, denn ihre Feuchtezahl wird mit 3,5 angegeben. Besser wäre also eine Zuteilung zur Gruppe der Indifferenten mit F = 0.

Hypericum perforatum kommt im Untersuchungsgebiet vor allem auf trokkenen, mit Stickstoff schlecht bis mässig versorgten Standorten häufig vor, wo es auch Samen bildet. Die Feuchtezahl 3 ist also zu hoch und wird besser durch 2 oder 2,5 ersetzt; genau dasselbe gilt auch für die Stickstoffzahl.

Beide Arten sind formenreich; darum ist es verständlich, dass sich Unklarheiten bei der Einordnung dieser Arten in die ökologischen Gruppen ergeben. Bei formenreichen Arten gelten die Gruppenwerte nämlich nur für bestimmte Ökotypen.

3. Ökologische Charakterisierung von Halbtrockenrasen und anderen Wiesengesellschaften mit Feuchte- und mit Stickstoffzahlen

a. Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchte- und der mittleren Stickstoffzahlen

Nach der auf Seite 34 beschriebenen Methode wurden von je 8–12 beliebigen, aber nicht artenarmen Aufnahmen einer Pflanzengesellschaft die mittleren Feuchtezahlen (mF) und die mittleren Stickstoffzahlen (mN) berechnet. Dies

geschah mit insgesamt 150 Aufnahmen von 8 ungedüngten und 7 gedüngten Wiesengesellschaften der collinen und der submontanen Höhenstufe in der Nordschweiz und im Elsass auf Böden mittleren Basengehaltes. Die einzelnen Aufnahmen stammen aus Tabellen in Issler (1927–1932), Koch (1926), Moor (1962), Schneider (1954) und Williams (im Druck), von Herrn Prof. Dr. H. Zoller, Basel (Originalaufnahmen seiner Publikationen von 1954), und von Herrn Dr. F. Klötzli, Zürich, sowie aus der vorliegenden Vegetationstabelle (Tab. 1b, im Anhang).

Einige Pflanzengesellschaften der Abb. 1–3 sind in den letzten Jahren neu gefasst worden und haben andere Namen erhalten (vgl. Oberdorfer 1967, Schreiber 1962, Klötzli, im Druck), worauf aber hier nicht näher eingegangen werden soll.

In Abb. 1 sind die ungedüngten und die gedüngten Wiesengesellschaften von oben nach unten in einer ökologischen Reihe nach steigendem Wasserfaktor angeordnet. Die Abszisse stellt die Feuchtezahl dar. In der Ordinatenrichtung ist aufgetragen, bei wieviel Prozent aller in einer Gesellschaft berechneten mittleren Feuchtezahlen sich der betreffende Abszissenwert, also die betreffende Feuchtezahl, ergab. Abb. 1 zeigt also in Prozent die Frequenzen oder mit anderen Worten die Häufigkeitsverteilung der mittleren Feuchtezahlen innerhalb einer Pflanzengesellschaft, und dies für alle dargestellten Gesellschaften. Die Häufigkeitsverteilung der mF des ungedüngten Wiesentyps und die des ihm standörtlich entsprechenden gedüngten sind in Abb. 1 im gleichen Feld eingezeichnet. Einzelne gedüngte Gesellschaften sind zwei- oder dreimal dargestellt, weil sie je nach der Stärke der Düngung, der Exposition und anderen Standortsfaktoren aus verschiedenen ungedüngten Gesellschaften hervorgehen können. So kann z. B. angenommen werden, dass das *Arrhenatheretum typicum* durch gute Düngung und regelmässigen Schnitt entstehen kann: an einem Nordhang aus dem *Colchico-Mesobrometum*, an einem Südhang hingegen aus dem mässig feuchten *Molinietum coeruleae*.

In Abb. 2 sind die Häufigkeitsverteilungen der mittleren Stickstoffzahlen (mN) von ungedüngten und von gedüngten Wiesengesellschaften in gleicher Weise dargestellt wie die der mittleren Feuchtezahlen in Abb. 1.

Abb. 1 zeigt deutlich, dass mit den 8 ungedüngten Pflanzengesellschaften in bezug auf den Wasserfaktor alle Standorte von dem des *Xerobromion* bis zu dem des *Caricion davallianae* in regelmässiger Abstufung erfasst werden. Obwohl die zwei genannten Gesellschaften Verbände sind, werden sie durch die mittleren Feuchtezahlen genau so gut charakterisiert wie die Gesellschaften niederer Rangordnung, die den Übergang zwischen ihnen bilden. Dies bestätigt die Erfahrung, dass die Extrem-Standorte leichter zu charakterisieren sind als die Übergänge zwischen ihnen.

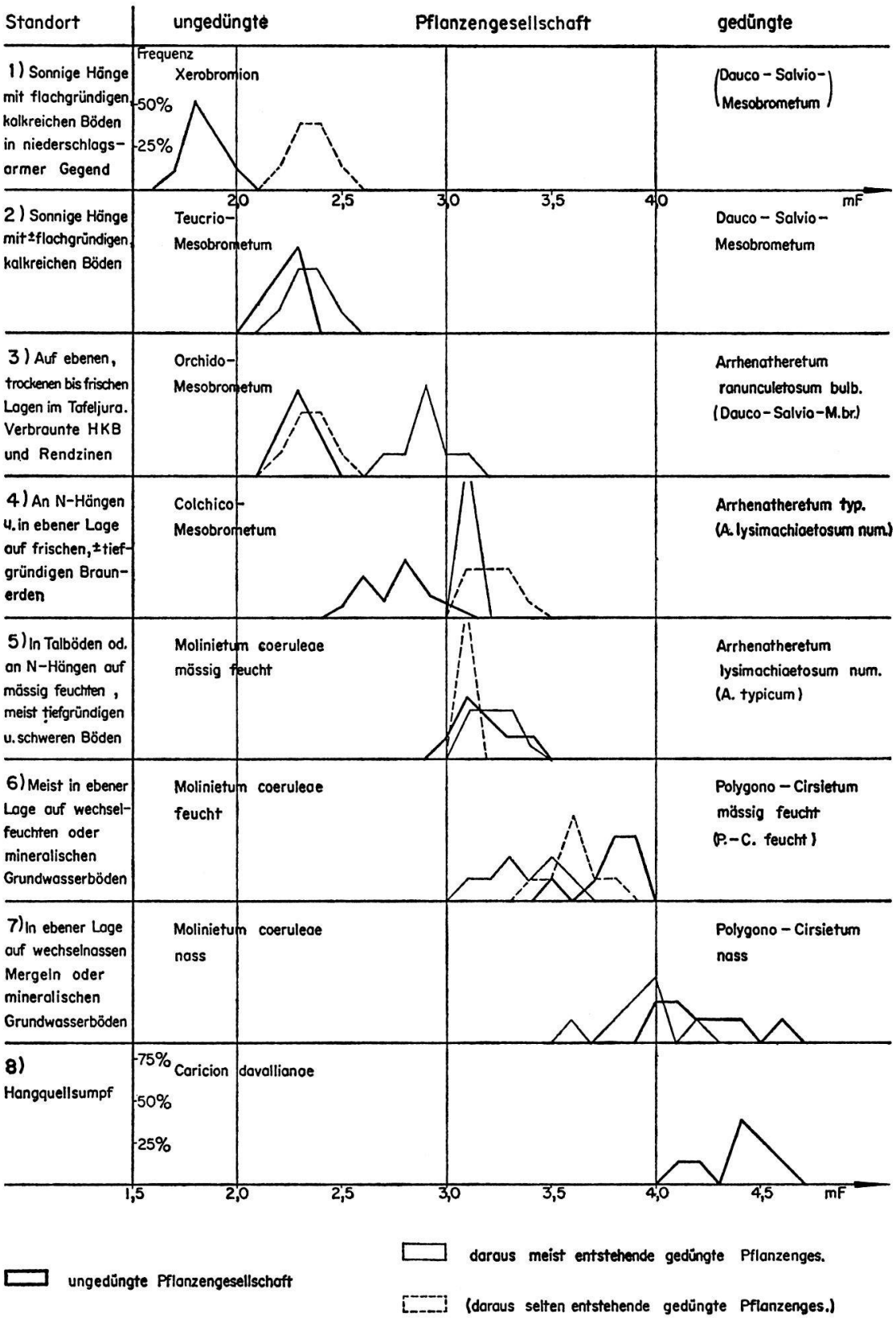

Abb. 1. Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchtezahlen (mF) bei 8 ungedüngten und bei den ihnen standörtlich entsprechenden gedüngten Pflanzengesellschaften.

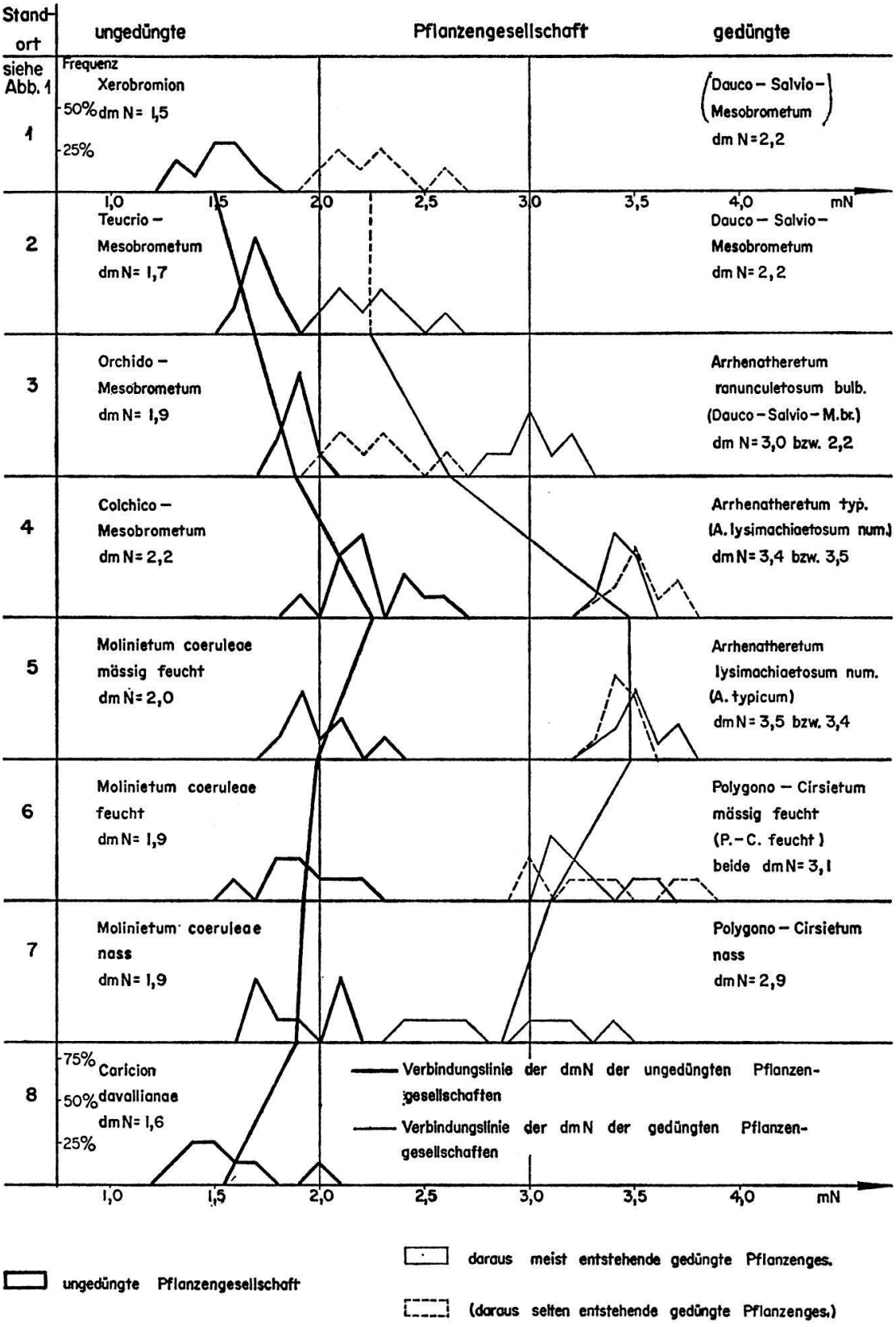

Abb. 2. Häufigkeitsverteilungen der mittleren Stickstoffzahlen (mN) bei 8 ungedüngten und bei den ihnen standörtlich entsprechenden gedüngten Pflanzengesellschaften, sowie die Durchschnitte der mittleren Stickstoffzahlen (dmN).

Auffallend ist, wie gut die Wiesengesellschaften schon durch die mittleren F- und mittleren N-Zahlen von nur 8–12 Einzelbeständen gekennzeichnet werden (Abb. 1 und 2). In den Abbildungen entspricht jeder Gesellschaft ein Bereich, der kleiner als 0,6 F bzw. 0,8 N ist. Einzig der 1,0 N breite Bereich des nassen *Polygono-Cirsietum* bildet eine Ausnahme, die man sich so erklären muss, dass WILLIAMS (im Druck), von dem die Werte stammen, in seiner Tabelle Aufnahmen aus verschiedenen Gebieten und von mehreren Fazies zusammengestellt hat. Die Pflanzengesellschaft mit dem engsten Bereich ist das *Arrhenatheretum typicum* (aus SCHNEIDER 1954): alle 8 Aufnahmen haben die mittlere Feuchtezahl 3,1; die mittleren Stickstoffzahlen liegen zwischen 3,3 und 3,5.

Wie zu erwarten war, sind die Bereiche in Abb. 2 breiter als in Abb. 1, denn beim gleichen, durch Zeigerpflanzen gut erfassbaren Feuchtigkeitsgrad können Einzelbestände recht unterschiedlicher Nährstoffversorgung auftreten, besonders bei den Düngewiesen.

Die Überlappungen zwischen den Häufigkeitsverteilungen der mittleren Feuchtezahlen der ungedüngten Pflanzengesellschaften sind im allgemeinen gering; die Überlappungen zwischen den Häufigkeitsverteilungen der mittleren Stickstoffzahlen sind hingegen gross. Dies deutet darauf hin, dass der Wasserfaktor und nicht der Stickstoffaktor für die Ausbildung der verschiedenen ungedüngten Wiesengesellschaften entscheidend ist.

Bemerkenswert ist, dass das gleiche, wenn auch weniger ausgeprägt, auch für die gedüngten Wiesengesellschaften zutrifft (vgl. auch SCHREIBER 1962).

b. Durchschnitte der mittleren Feuchte- und der mittleren Stickstoffzahlen

In Abb. 3 sind die Pflanzengesellschaften gleich angeordnet wie in den Abb. 1 und 2; dabei verbindet die dicke Linie die Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen (dmF, siehe S. 34) der ungedüngten Pflanzengesellschaften, die dünne Linie die Durchschnitte der mittleren F-Zahlen der gedüngten. Die beiden Kurven weichen voneinander ab, ausser beim mässig feuchten *Molinietum*, dessen Durchschnitt der mittleren Feuchtezahlen gleich dem der standörtlich entsprechenden gedüngten Gesellschaften ist. Die Abweichungen besagen, dass bei Düngung von Pflanzengesellschaften trockener Standorte eine Erhöhung der Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen, also ein Feuchterwerden eintritt; bei Düngung von Pflanzengesellschaften nasser Standorte tritt jedoch eine Erniedrigung, also ein Trockenerwerden ein. Wie kann nun dieses merkwürdige Ergebnis verstanden werden – denn eine wirkliche Veränderung der Feuchtigkeitsverhältnisse wird durch die Düngung ja nicht bewirkt! Als erstes kann eingewendet werden, die Abweichungen seien

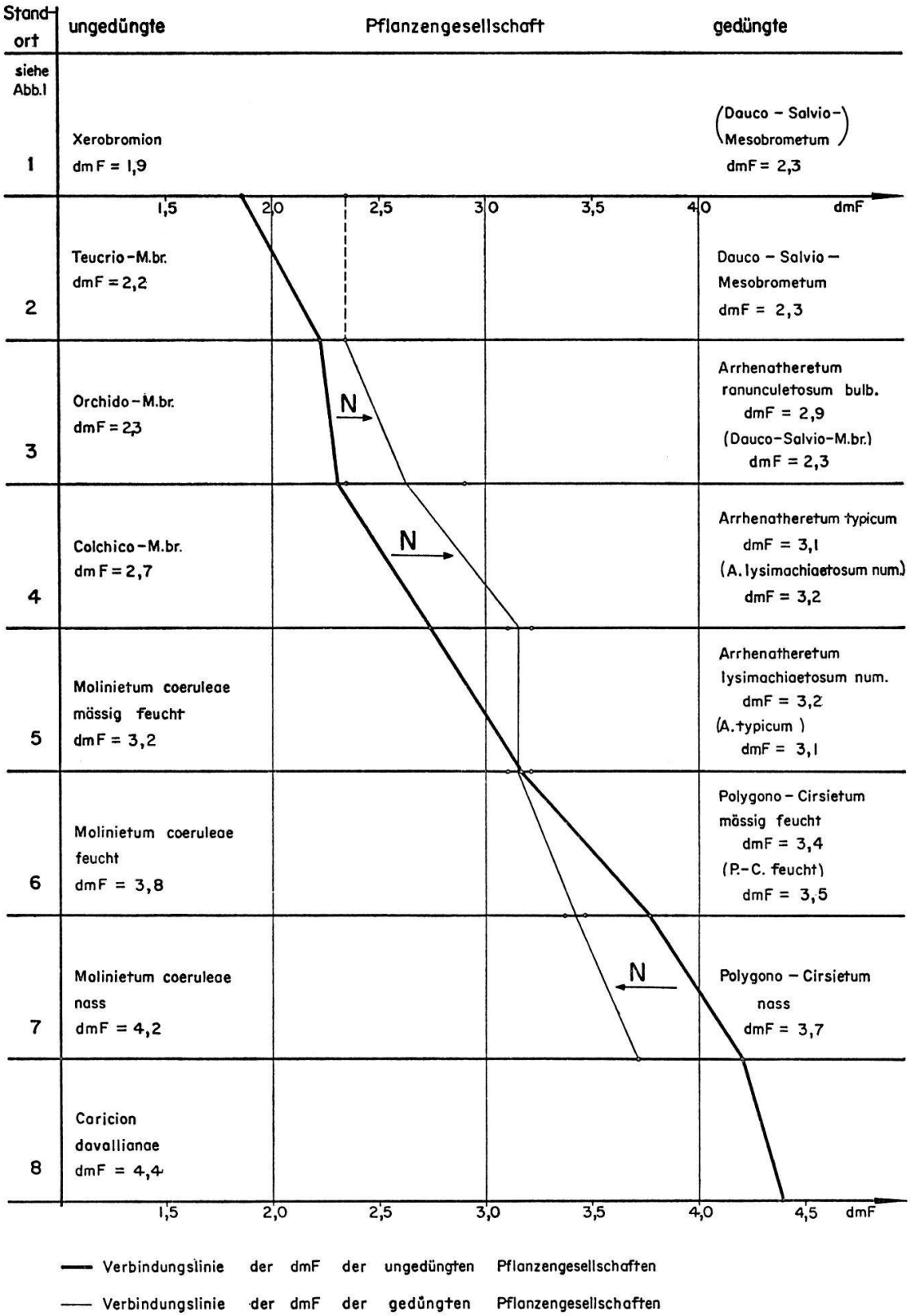

Abb. 3. Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen (dmF) der 8 ungedüngten und der ihnen standörtlich entsprechenden gedüngten Pflanzengesellschaften, die in Abb. 1 dargestellt sind.

zufällig. Dem spricht aber entgegen, dass systematisch bei den Gesellschaften trockener Standorte eine Erhöhung der Durchschnitte der mittleren F-Zahlen eintritt, bei denen nasser Standorte hingegen eine Erniedrigung. Weiter kann eingewendet werden, dass die Standorte der gedüngten Gesellschaften denen der ungedüngten nicht genau entsprechen. Aus Tab. 3 geht aber hervor, dass auch auf einander standörtlich genau entsprechenden Flächen die oben erwähnten Verschiebungen der Durchschnitte der mittleren F-Zahlen eintreten (siehe auch FINCKH 1954).

Tab. 3. Mittlere Feuchte- und mittlere Stickstoffzahlen von einander standörtlich genau entsprechenden ungedüngten und gedüngten Wiesenbeständen.

Ungedüngt			Gedüngt			Aufnahmen
Pflanzengesellschaft	mN	mF	mF	mN	Pflanzengesellschaft	
Seslerio-Brometum	1,4	2,0 <	2,5	2,4	*Festuco-Cynosuretum*	a
Mesobrometum	2,1	2,2 <	2,9	3,6	*Salvio-Arrhenatheretum*	b
Mesobrometum	2,2	2,6 ≤	2,8	2,8	*Arrhenatheretum*	c
Colchico-Mesobrometum	2,0	2,7 ≃	2,8	2,7	gegen *Arrhenatheretum*	d
Saturejo-Molinietum litoralis	2,1	3,2 ≃	3,4	3,5	*Arrhenatheretum typicum*	e
Schoenetum ferruginei	2,2	4,1 >	3,8	2,5	*Polygono-Cirsietum*	f
Kleinseggensumpf mit Binsen	2,6	4,1 >	3,8	2,8	gegen *Polygono-Cirsietum*	g

Aufnahmen: a, c, g aus KLAPP (1965), S. 84, 155, 86; b aus ELLENBERG (1952), S. 95, 96; d ist Nr. 3 in ZOLLER (1947), S. 56–62, bzw. Nr. 1 in ZOLLER (1954 b), S. 197, 198; e aus Tab. 21 in KLÖTZLI (im Druck); f aus FINCKH (1954), S. 31 (ohne Einsaat alle 3 Versuchsjahre bzw. NPK + St. beide Versuchsjahre).

Es soll nun versucht werden, die durch Düngung bewirkten Verschiebungen der Durchschnitte der mittleren Feuchtezahlen ökologisch zu verstehen. Dabei müssen zwei ganz verschiedene Blickwinkel eingenommen werden.

Viele «nitrophile» Arten sind zugleich auch «mesophil», d.h. sie besitzen ihr ökologisches Optimum auf frischen bis mässig feuchten Standorten und haben also Feuchtezahlen zwischen 2,5 und 3,5. Wenn nun solche Arten, wegen der Düngung und der damit meist verbundenen intensiveren Bewirtschaftung, die gewisse Konkurrenten ausschalten, auch auf trockenen Standorten (meist nicht optimal) gedeihen können, so gibt dies bei den Durchschnitten der mittleren Feuchtezahlen den Anschein, der Standort sei feuchter geworden. Entsprechendes, aber im umgekehrten Sinn, gilt auch für die nassen Standorte.

Andrerseits gibt es auch eine ganze Reihe von messbaren Wirkungen der Stickstoffdüngung, die es einer mesophytischen Pflanzengesellschaft ermöglichen, auf xerischen Standorten zu gedeihen. Es sind dies: die Verminderung

der Transpirationskoeffizienten durch die bessere Ernährung (WALTER 1962b, S. 187); das Aufkommen von Arten mit tiefreichendem, intensivem Wurzelwerk (ELLENBERG 1952), die also Wasser auch aus tieferen Bodenschichten aufnehmen können; die Steigerung der wasserhaltenden Kraft des Bodens, an der die Verbesserung der Lebensbedingungen für den Regenwurm mitwirkt (ELLENBERG 1952); der Schutz vor Aushagerung (ELLENBERG 1952) und die Verminderung der «unproduktiven» Evaporation (KLAPP 1965) des Bodens, weil sich ein milderes Bestandesklima ausbildet.

Auf der feuchten Seite bewirkt die Stickstoffdüngung eine Reihe von Veränderungen, die es einer mesophytischen Pflanzengesellschaft ermöglichen, auf nassen, also sauerstoffarmen Standorten zu gedeihen. Das bei Düngung entstehende *Polygono-Cirsietum* mit seinen grossblättrigen und intensiv wurzelnden Pflanzen entzieht dem Boden mehr Wasser und transpiriert mehr und während einer längeren Zeit des Jahres als das sich erst gegen den Herbst hin richtig entwickelnde *Molinietum* oder das niedere *Caricion davallianae.* Dies bewirkt ein Trockenerwerden der obersten Bodenschicht oder sogar eine Senkung des Grundwasserspiegels (FINCK 1954): «biologische Entwässerung» (KLAPP 1965). Durch die bessere Nährstoffversorgung wird sicher auch die Tätigkeit der Bodenmikroflora aktiviert, was eine Verbesserung der Bodenstruktur und somit eine bessere Sauerstoffversorgung zur Folge hat.

Zusammenfassend kann man sagen, dass Abb. 3 die beiden in ELLENBERG (1963, S. 738) ausgesprochenen, so paradox klingenden Sätze:

«Stickstoff ersetzt Wasser»
«Stickstoff ersetzt Sauerstoff»

gut veranschaulicht.

Die Durchschnitte der mittleren Stickstoffzahlen (dmN), der ungedüngten und der gedüngten Pflanzengesellschaften sind schon in Abb. 2 eingezeichnet worden. Es geht aus dieser Abbildung hervor, dass die Düngung eine Erhöhung der Durchschnitte der mittleren N-Zahlen um 1–1,5 Einheiten bewirkt. Die stärksten Erhöhungen sind bei den *Arrhenatherion*-Wiesen, weil sie am intensivsten gedüngt werden. Bei ihnen lohnt sich nämlich das Düngen für den Bauern am meisten, da bei *Arrhenatherum* durch eine normale Düngergabe eine Verfünffachung des Trockensubstanzertrages erreicht werden kann (vgl. Abb. 394 in ELLENBERG 1963), was bei den meisten anderen Wiesengräsern nicht der Fall ist. Die Kurven in Abb. 2 zeigen ausserdem, dass sich die gedüngten Wiesengesellschaften in ihren Durchschnittswerten voneinander unterscheiden: sie werden eben, wie gesagt, ungleich stark gedüngt. Die ungedüngten Wiesengesellschaften sind hingegen alle etwa gleich schlecht mit Stickstoff versorgt.

II. Bodenuntersuchungen

1. Bodenprofile

Die Bodenprofile unter allen 19 Probeflächen (ausser A3) wurden nach der an der Eidgenössischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen gebräuchlichen Methode aufgenommen. Vier dieser Bodenprofile sind in Abb. 4 dargestellt, und zwar je ein typisches und ein «nicht typisches» für das *Teucrio-Mesobrometum* und das *Colchico-Mesobrometum*. Mit «typisch» ist gemeint das Bodenprofil, das in der Regel unter der betreffenden Assoziation vorkommt: beim *Teucrio-Mesobrometum* eine Rendzina, beim *Colchico-Mesobrometum* eine Braunerde oder ein Profil, das aus einem braunerdeähnlichen Oberboden und einem vergleyten Unterboden besteht (vgl. auch Zoller 1947, 1954b). Mit «nicht typisch» ist gemeint ein Bodenprofil, auf dem die betreffende Assoziation nur selten vorkommt und das meist eine andere Assoziation trägt.

Die übrigen 14 Bodenprofile werden nur stichwortartig charakterisiert, vor allem durch die wesentlichen Eigenschaften, in denen sie sich vom typischen Bodenprofil der betreffenden Assoziation unterscheiden.

Profil unter der Probefläche B3, typisch für das *Teucrio-Mesobrometum*

Es handelt sich um eine flachgründige, übermässig durchlässige Kalkstein-Rendzina, die aus relativ weichem Material entstanden ist. Bemerkenswert an diesem Profil sind die starken Kalkausblühungen, besonders zwischen 30 und 35 cm Tiefe.

Bei den meisten Profilen des *Teucrio-Mesobrometum* ist die Hauptmasse der Wurzeln (Hauptwurzelraum) in den obersten 40–50 cm. Bei den Probeflächen A1, A2 und D4 ist die physiologische Gründigkeit nur 20–30 cm.

Die Profile unter den Probeflächen D1, B2 und B4 (oberflächlich entkalkt) sind dem Profil B3 sehr ähnlich. In den Böden der Probeflächen A2 (Feinerde im Oberboden vollständig entkalkt), A1 und D4 treten schon in 15–25 cm skelettreiche Schichten auf, zum Teil steht sogar fester Kalk an. In diesen sowie in den folgenden Bodenprofilen hat es keine Kalkausblühungen. Das Bodenprofil der Probefläche B1 ist mittelgründig und bis in 10 cm Tiefe vollständig entkalkt. Unter der Probefläche D7 ist der Boden flachgründig und wegen der intensiven Beweidung stark verdichtet.

Profil unter dem *Teucrio-Mesobrometum* D2, «nicht typisch»

Dieser Boden ist eine schwach vergleyte, tonreiche Rendzina. Er ist für das *Teucrio-Mesobrometum* nicht typisch, da er ab 25 cm unvollkommen

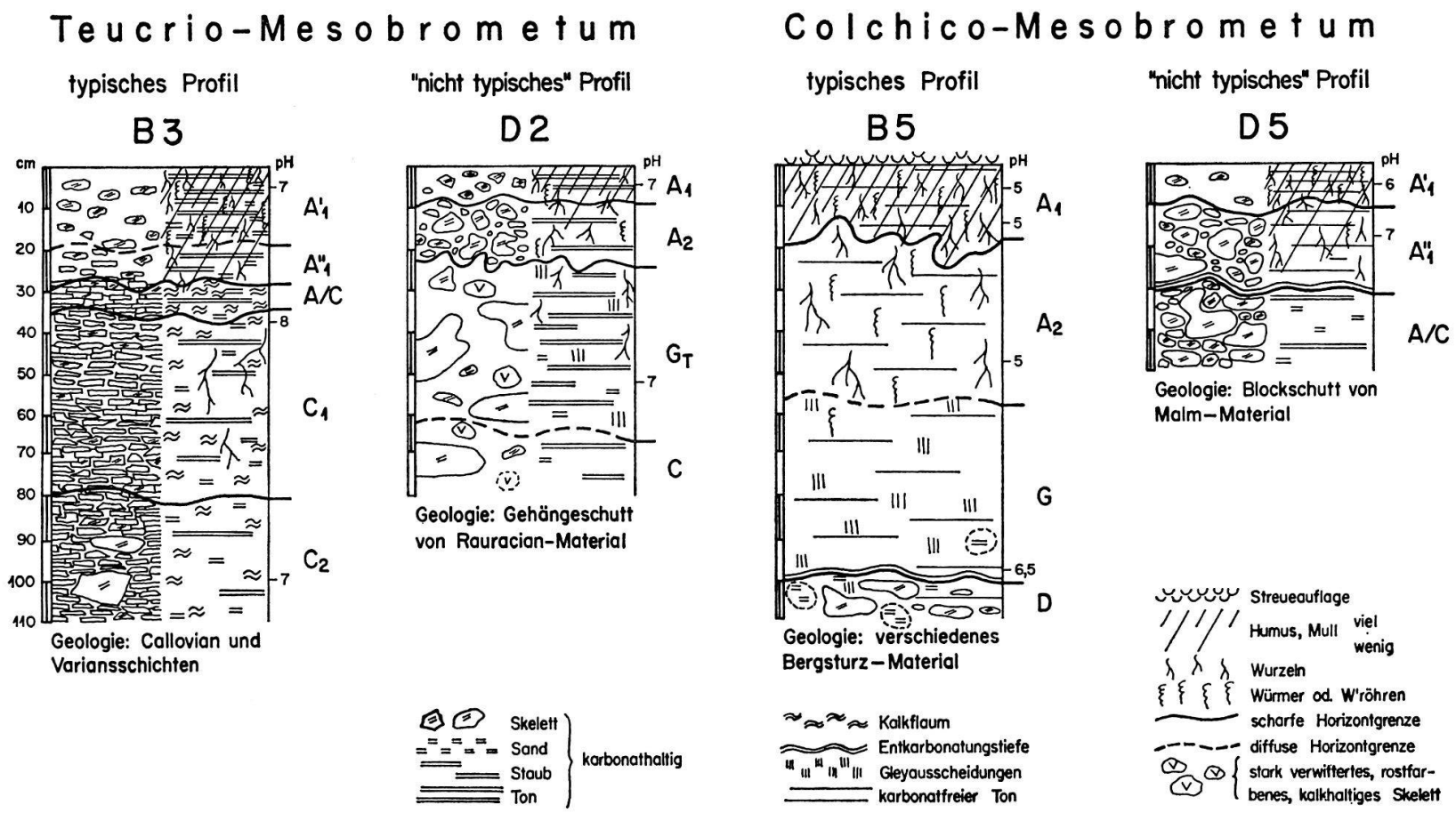

Abb. 4. Vier Bodenprofile von Standorten des Mesobromion im Jura bei Basel

durchlässig ist, weswegen zwischen 25–60 cm Tiefe Gleyausscheidungen vorhanden sind. Diese Ausscheidungen werden durch Redoxvorgänge infolge von periodischem Stau von Hangwasser verursacht. Sie bedeuten also Wechselfeuchtigkeit. Die Artengarnitur dieses mit 15° nach SSW geneigten Standortes spiegelt die periodischen Schwankungen in der Wasserversorgung durch *Molinia litoralis*, *Carex panicea* und *Tetragonolobus maritimus* wider. Diese «Wechselfeuchtigkeitszeiger» gedeihen wenige Zentimeter von den «Trockenheitszeigern» *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum*, *Globularia elongata* und *Potentilla verna* entfernt. Es ist vor allem auf das warme Lokalklima zurückzuführen, dass auf diesem wechselfeuchten Boden ein Bestand gedeiht, der eindeutig dem *Teucrio-Mesobrometum* zuzuordnen ist.

Profil unter der Probefläche B5, typisch für das *Colchico-Mesobrometum*

Dieser Boden besteht aus einem Braunerde-Mull, aus einem Braunerde-A_2 und, ab ungefähr 60 cm, aus einem vergleyten Horizont, was auf Wechselfeuchtigkeit schliessen lässt.

Bei den Profilen des *Colchico-Mesobrometum* ist die Hauptmasse der Wurzeln (Hauptwurzelraum) in den obersten 40–60 cm, ausser bei den Profilen der Probeflächen B7 und D5, die nur bis in 30 cm intensiv durchwurzelt sind.

Die Böden unter den Probeflächen B6, B7 und C2 sind demjenigen unter B5 recht ähnlich, ausser dass sie ab 20–40 cm skelettreich sind und dass keine Gleyflecken vorhanden sind. Die Probefläche A4 und wohl auch A3, die nur wenige Meter daneben ist, stocken auf einem Boden, der aus den sogenannten Effinger Mergeln entstanden ist. Dieser Boden ist tiefgründig, ohne Skelett und ohne Gleyflecken. An der Bodenoberfläche hat es Nester von nur partiell abgebautem, speckigem organischem Material. Solche Nester hat es auch bei der Probefläche C1, die auf einem rutschigen Untergrund aus mergeligen, gipshaltigen und wechselfeuchten Schichten stockt. Auch die Probefläche C3 ist auf rutschigem Gelände. Zwischen 20 und 40 cm hat es eine Schicht Kalkgeröll, darunter verschiedene gleyhaltige Horizonte mit wenig Steinen.

Profil unter dem *Colchico-Mesobrometum* D5, «nicht typisch»

Dieser Boden ist eine oberflächlich entkalkte, also verbraunte Kalkstein-Rendzina. Er ist nicht typisch für das *Colchico-Mesobrometum*, weil er ab 10 cm sehr skelettreich und somit flachgründig ist und weil er übermässig durchlässig ist. Nur dank der lokalklimatisch kühlen und feuchten Lage – wenige Meter nördlich eines hohen Laubmischwaldes am Rand einer kleinen, flachen Mulde – kann auf diesem Boden ein gut ausgebildetes *Colchico-Meso-*

brometum gedeihen. Bei sonst gleichen Bedingungen, aber einem weniger kühlen und feuchten Lokalklima würde auf diesem Boden sicher ein *Teucrio-Mesobrometum* stocken.

Die beiden Probeflächen D2 und D5 mit ihren «nicht typischen» Bodenprofilen zeigen deutlich, dass das Lokalklima unter Umständen gewisse wesentliche Bodeneigenschaften «übertönen» und somit auf die Pflanzendecke einen ganz ausschlaggebenden Einfluss haben kann (vgl. Zoller 1947, S. 73). Die Regel, wonach eine Assoziation immer auf ein und demselben Bodenprofil stockt, hat also auch bei den Mesobrometen Ausnahmen (vgl. Quantin 1935, Zoller 1947). Auch hier zeigt sich, «dass nicht jede Pflanzengesellschaft ihr besonderes (Boden-) Profil hat, durch das allein sie sich schon von allen anderen Gesellschaften unterscheidet, sondern dass immer der Standort als Ganzes massgebend ist» (Bach 1950, S. 38).

2. *Bodenreaktion*

Die Messergebnisse in Tab. 4 zeigen, dass sich die floristisch so gut voneinander trennbaren Mesobrometen auch in der Bodenreaktion voneinander unterscheiden. Die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* weisen einen durchschnittlichen pH-Wert von 7,38 auf (Messwerte von pH 6,1–7,6), diejenigen des *Colchico-Mesobrometum* einen solchen von 6,47 (Messwerte von 5,4–7,6). Die erhaltenen Werte stimmen mit denen in Zoller (1954b) gut überein. Zoller hat aber keinen *Teucrio-Mesobrometum*-Bestand untersucht, bei dem der pH-Wert, wie bei unserer Fläche B1, bis 6,1 absinken kann. Der Boden dieser wie auch einiger anderer Flächen ist oberflächlich entkarbonatet, weswegen die Bodenreaktion zeitweise stark sauer wird.

Die Böden beider Pflanzengesellschaften wiesen im April und Mai fast durchwegs einen tieferen pH-Wert auf als im Spätsommer und Herbst. Dies stimmt mit dem von Lötschert und Ullrich (1961) in einem *Mesobrometum collinum* des Maintals gemessenen Jahresgang der Wasserstoffionen-Konzentration überein. Als Grund für die Erhöhung dieser Konzentration sehen diese Autoren die verstärkte selektive Aufnahme metallischer Kationen bei Einsetzen der Wachstumsvorgänge an. Als weiterer Grund kommt eventuell auch eine Abnahme des Bodenwassergehaltes in Frage. Tatsächlich war das Frühjahr 1966 zeitweise recht trocken.

Bornkamm (1958) vermutet in der Wurzelatmung und in der biologischen Aktivität des Bodens eine der Ursachen für die pH-Schwankungen im Verlauf des Jahres. Seine Untersuchungen über den Jahresgang der Bodenazidität in

Tab. 4. Wassergehalte* und pH-Werte (H_2O) von Feinerdeproben aus ca. 1–7 cm Tiefe unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel an verschiedenen Daten.

Probefläche bzw. Datum	ml H_2O / l Boden	pH	ml H_2O / l Boden	pH	ml H_2O / l Boden	pH	ml H_2O / l Boden	pH	$\overline{pH}$ Mittelwert	Δ pH Schwankung
Datum:	4.8.1965		15.9.1965		2.3.1966		1.5.1966			
B1, T-M'br.	320	6,7	360	6,7	370	6,6	320	6,1	6,52	0,6
B2, T-M'br.	400	7,2	460	7,2	470	7,3	460	7,0	7,07	0,3
B3, T-M'br.	420	7,0	430	7,2	480	7,1	470	7,0	7,07	0,2
B4, T-M'br.	420	7,0	460	7,1	480	7,1	460	7,2	7,10	0,2
B5, C-M'br.	580	5,9	580	5,9	700	5,4	610	5,6	5,70	0,5
B6, C-M'br.	490	6,2	430	6,1	710	5,5	610	5,8	5,90	0,7
B7, C-M'br.	630	6,2	750	6,1			770	6,0	6,00	0,2
Datum:	18.8.1965		28.9.1965				13.5.1966			
D1, T-M'br.	320	7,4	390	7,5			370	7,3	7,40	0,2
D2, T-M'br.	360	7,4	420	7,4			430	7,4	7,40	0,0
D4, T-M'br.	360	7,5	380	7,5			380	7,4	7,47	0,1
D7, T-M'br.	360	7,4	390	7,4			350	7,3	7,37	0,1
D5, C-M'br.	410	6,6	410	6,7			450	6,4	6,57	0,3
C1, C-M'br.	850	7,0	820	6,5			870	6,6	6,70	0,5
C2, C-M'br.	610	6,5	740	6,7			680	6,5	6,57	0,2
C3, C-M'br.	620	6,1	660	6,1			620	5,5	5,90	0,6
Datum:	8.9.1965		20.10.1965		2.4.1966		16.5.1966			
A1, T-M'br.	370	7,4	390	7,3	440	7,2	280	7,3	7,30	0,2
A2, T-M'br.	610	7,5	610	7,3	690	7,1	470	7,3	7,30	0,4
A3, C-M'br.	570	7,4	620	7,3	670	7,1	570	7,4	7,30	0,3
A4, C-M'br.	650	7,6	720	7,4	770	7,1	670	7,4	7,37	0,5

Durchschnittlicher Wassergehalt beim *Teucrio-Mesobrometum:* 420 ml/l Boden
Durchschnittlicher Wassergehalt beim *Colchico-Mesobrometum:* 644 ml/l Boden

Durchschnittlicher pH-Wert beim *Teucrio-Mesobrometum:* 7,38
Durchschnittlicher pH-Wert beim *Colchico-Mesobrometum:* 6,47

Regression zwischen pH-Schwankung (ΔpH) und pH-Mittelwert ($\overline{pH}$) im Bereich $5{,}5 \leqq pH \leqq 7{,}5$:
$\Delta pH = -0{,}2\,\overline{pH} + 1{,}7$
d.h. bei einem pH-Mittelwert von 7,5 beträgt die pH-Schwankung durchschnittlich 0,2
bei einem pH-Mittelwert von 5,5 beträgt die pH-Schwankung durchschnittlich 0,6

* Bestimmung durch Trocknung der Bodenproben bei 105 °C. Der erhaltene Wert (Gewichtsprozent) wurde dann durch Multiplikation mit dem «theoretischen Gewicht» der Volumeneinheit (vgl. S. 36) in ml/l umgerechnet.

6 Trespen-Halbtrockenrasen bei Göttingen zeigten, dass die Gesamtschwankung der pH-Werte an einer Messstelle um so grösser ist, je niedriger der pH-Mittelwert der Messstelle ist. Bei seinen sich über 21 Monate erstreckenden Untersuchungen stellte er an der Messstelle, deren pH-Mittelwert 8,0 betrug, eine Gesamtschwankung von 1,0 pH fest, bei der Messstelle, deren pH-Mittel-

wert 7,1 betrug, eine solche von 1,6 pH. Die Wurzelatmung und die biologische Aktivität des Bodens sowie deren Schwankung im Verlauf des Jahres nehmen vom alkalischen und flachgründigen Kalkrohboden zum neutralen und tiefgründigen humosen Boden bekanntlich stark zu (siehe auch ELLENBERG 1963, S. 619). Weil diese Zunahmen im gleichen Sinne erfolgen wie die der pH-Schwankungen, vermutet BORNKAMM (1958), dass sie für die pH-Schwankungen verantwortlich sind.

Aus den eigenen Messungen konnte die gleiche Beziehung zwischen pH-Mittelwert und pH-Schwankung errechnet werden, nur ist sie weniger stark ausgeprägt: bei einem pH-Mittelwert von 7,5 betrug die pH-Schwankung durchschnittlich 0,2, bei einem Mittelwert von 5,5 betrug sie jedoch 0,6.

3. Stickstoffaktor

Das Ergebnis der über 400 Stickstoff-Analysen zeigt deutlich, dass sowohl das *Teucrio-Mesobrometum* wie das *Colchico-Mesobrometum* schlecht mit mineralischen, d.h. anorganischen Stickstoff-Verbindungen versorgt sind.

Wie auf S. 37 dargelegt wurde, können mit der angewandten Analysenmethode nur Stickstoffgehalte von mehr als umgerechnet 2 mg N/l Boden genau gemessen werden. Rund drei Viertel aller untersuchten Bodenproben enthielten weniger als dieser Grenzwert ist, unterhalb dem es nur noch möglich ist, auszusagen, dass der Gehalt weniger als 2 mg/l Boden beträgt. Aus diesem Grund wird auf die Publikation der Tabellen mit den Ergebnissen der Stickstoff-Analysen verzichtet.

Stickstoff-Analysen an Frischproben aus einem der 3 Probeflächengebiete A, B und C/D wurden an folgenden Daten durchgeführt:
1965 am 4. und 18. VIII.; 8., 15. und 28. IX. und 20. X.; 1966 am 16. V.

6-Wochen-Freilandproben und 6-Wochen-Feuchtkammerproben wurden analysiert:
1965 am 15. und 29. IX.; 20. und 27. X. und 1. XII.
1966 am 6. IV.; 14. V.; 13., 24. und 27. VI.

a. Akkumulation von Ammonium und Nitrat

Während der ganzen Untersuchungsperiode war der Ammoniumgehalt in den Frischproben wie auch in den 6 Wochen den Freiland- oder den Feuchtkammerbedingungen ausgesetzten Proben immer sehr gering. Nur vereinzelt und ohne Beziehung zu einer bestimmten Jahreszeit wurden Gehalte von mehr als 2 mg/l Boden gemessen.

Dass der Ammoniumgehalt sehr gering sein würde, war zu erwarten, denn die Böden unter den Halbtrockenrasen sind nicht so sauer, dass die nitrifizierenden Bakterien nicht lebensfähig sind, und auch die Sauerstoffversorgung ist immer so gut, dass das sowieso nur in sehr geringer Menge anfallende Ammonium quantitativ zu Nitrat oxydiert werden kann.

Während der ganzen Untersuchungsperiode war der Nitratgehalt in den Frischproben und in den «6-Wochen-Feuchtkammerproben» meist sehr gering. Nur vereinzelt und ohne Beziehung zu einer bestimmten Jahreszeit wurden Gehalte von mehr als 2 mg/l Boden gemessen. Auch die «6-Wochen-Freilandproben» vom Spätsommer und Herbst 1965 und von März und April 1966 enthielten keine messbaren Nitratmengen. Hingegen enthielten die Proben, die im Mai und Juni 1966 während 6 Wochen den Freilandbedingungen ausgesetzt waren, nach dieser Zeitspanne fast durchwegs mehr als 2 mg Nitrat-Stickstoff/l Boden, im Durchschnitt für beide Assoziationen 5,4 mg/l. Da angenommen werden kann, dass in den Frischproben praktisch kein Nitrat enthalten war – in so gut durchwurzelten Oberböden wie bei den Halbtrockenrasen wird sicher alles Nitrat, sobald es von den Bakterien gebildet worden ist, von den «stickstoffhungrigen» höheren Pflanzen absorbiert –, kann der obige Wert gleich dem Akkumulationswert gesetzt werden (vgl. S. 35–36). Es ist gut zu verstehen, dass gerade in diesen Monaten messbare Nitratmengen akkumuliert wurden, denn dann standen den Bakterien viele im Herbst und Winter abgestorbene Pflanzenteile für die Mineralisation zur Verfügung und dann herrschten für die Bakterientätigkeit auch wieder günstigere Temperaturen. Im Mai und Juni 1966 war das Wetter mehrere Wochen lang recht warm. Im März und April 1966 waren die Bodentemperaturen für eine rege Bakterientätigkeit anscheinend noch nicht hoch genug.

Die Versuchsbedingungen in der Feuchtkammer, 20 °C und 95% relative Luftfeuchtigkeit, waren für die Bakterien anscheinend nicht optimal, sonst wären im Frühling 1966 dort auch messbare Nitratmengen akkumuliert worden.

b. Jahresangebot an mineralischem Stickstoff

Es kann nun versucht werden, mit Hilfe der soeben dargelegten Ergebnisse, das Jahresangebot an mineralischem Stickstoff in den Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen überschlagsmässig zu berechnen. Dieser Wert ermöglicht es dann in der Diskussion, die Stickstoffversorgung des *Mesobromion* mit der anderer Pflanzengesellschaften zu vergleichen.

Die folgenden Ausführungen gelten sowohl für das *Teucrio-Mesobrometum* wie für das *Colchico-Mesobrometum*, da mit der angewandten Analysenmethode

in der Stickstoffversorgung zwischen den beiden Assoziationen kein Unterschied festgestellt werden konnte.

Ammonium spielt, wie gesagt, für die Stickstoffversorgung dieser Pflanzengesellschaften so gut wie keine Rolle.

Die Nitrat-Akkumulation betrug in den zwei günstigsten Monaten, nämlich Mai und Juni, und wohl auch im Juli durchschnittlich 5,4 mg Nitrat-Stickstoff/l Boden pro 6 Wochen. In den drei kühlsten Monaten findet keine Mineralisation, also auch keine Akkumulation statt, weil unter 5 °C die Tätigkeit der ammonifizierenden und der nitrifizierenden Bakterien stark gehemmt ist. In den übrigen sechs Monaten war die Akkumulation so gering, dass sie nicht gemessen werden konnte; sie kann also, nach dem auf S. 37 Gesagten, maximal 2 mg Stickstoff/l Boden pro 6 Wochen betragen haben (vgl. auch die Jahresgänge der Stickstoffakkumulation in Ellenberg 1964).

Die Summe all dieser Akkumulationswerte ergibt ein Jahresangebot an mineralischem Stickstoff im Oberboden (1–7 cm) von höchstens 19 mg/l Boden.

Wie bei der Aufnahme der Bodenprofile der 19 Probeflächen festgestellt wurde, durchwurzeln die Arten der Halbtrockenrasen nur die obersten 15–30 cm intensiv (siehe auch Ellenberg 1952). Also fallen dort am meisten tote Blätter, Wurzeln und sonstiges organisches Material an, das mineralisiert werden kann. Es wird also vorwiegend aus der obersten Bodenschicht mineralischer Stickstoff «angeliefert», und zwar zuoberst am meisten und gegen unten rasch immer weniger, wie das auch die Abb. 3 in Ellenberg (1964) zeigt. Daher kann angenommen werden, dass das Stickstoffangebot aus dem gesamten Wurzelraum nicht viel grösser ist als das in 1–7 cm gemessene; es liegt sicher bei 20–30 mg/Jahr, das entspricht 0,2–0,3 kg/Are pro Jahr.

Wie gesagt konnte aus methodischen Gründen zwischen dem *Teucrio-Mesobrometum* und dem *Colchico-Mesobrometum* in bezug auf die Stickstoffversorgung kein Unterschied festgestellt werden. Dies heisst aber nicht, dass zwischen den beiden Assoziationen wirklich kein Unterschied besteht. Der tiefere pH-Wert und die grössere Gesamtschwankung des pH-Wertes deuten auf eine grössere biologische Aktivität im Boden des *Colchico-Mesobrometum* hin und damit auch auf eine bessere Stickstoffversorgung (vgl. S. 51). Auch sind die Böden der feuchten Assoziation meist bis tiefer hinab intensiv durchwurzelt als die der trockenen, so dass, wenn auch nur wenig, auch die Bodenschichten unterhalb 7 cm für die Stickstoffversorgung in Betracht kommen. Es kann also angenommen werden, dass auf dem feuchteren Standort nicht nur wegen der besseren Wasserversorgung eine so viel üppigere Pflanzendecke gedeiht als auf dem trockenen, sondern zum Teil auch wegen einer nicht

messbaren besseren Stickstoffversorgung. Dies wird übrigens auch durch den höheren Durchschnitt der mittleren Stickstoffzahlen beim *Colchico-Mesobrometum* angedeutet (siehe S. 45).

4. *Scheinbare Dichte, Porenvolumen und Volumen der festen Bodenteilchen*

Tab. 5 (S. 56) enthält die Messwerte für die scheinbare Dichte, aus denen mit Hilfe des Wertes für die durchschnittliche reelle Dichte von Mineralböden der Schweiz (=2,6 g/cm³, vgl. S. 34) das Porenvolumen und das Volumen der festen Bodenteilchen errechnet wurde. Die Messungen ergaben in einander entsprechenden Bodenhorizonten sehr ähnliche Werte, so dass man aus ihnen einige Schlüsse ziehen darf. Mit durchschnittlich 1,2 g/cm³ haben die Oberböden des *Teucrio-Mesobrometum* eine eher grosse scheinbare Dichte. Der Grund hierfür liegt im hohen Skelettgehalt und in der Verdichtung infolge

Tab. 5. Scheinbare Dichte, Porenvolumen und Volumen der festen Bodenteilchen von Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel.

Probefläche	Horizont cm	scheinbare Dichte* g/cm³	Porenvolumen** ml/l	Volumen der festen Bodenteilchen*** ml/l
Teucrio-Mesobrometum				
A1, Bözen	0–10	1,22	530	470
B2, Blauen	0–10	1,20	538	462
B3, Blauen	0–10	1,16	554	446
Durchschnitt	0–10	1,19	541	459
Colchico-Mesobrometum				
A3, Elfingen	0–10	0,86	670	330
	10–20	1,05	596	404
B7, Metzerlen	2–12	0,86	670	330
	12–20	1,00	615	385
Durchschnitte	1–11	0,86	670	330
	11–20	1,03	605	395
	1–20	0,94	637	363

* Durchschnitte aus 3 Bestimmungen an Proben ohne die Steine mit Durchmesser grösser als 1–2 cm

** Porenvolumen in ml Poren/l Boden = $\left(1 - \frac{\rho_a}{\rho_r}\right) . 1000$ ml/l

Wobei ρ_a = scheinbare Dichte
ρ_r = reelle Dichte, hier mit 2,6 g/cm³ angenommen, der durchschnittlichen reellen Dichte von Mineralböden in der Schweiz (BURGER 1922, vgl. S. 34)

*** Volumen der festen Bodenteilchen = 1000 ml/l – Porenvolumen

der Beweidung. Die Oberböden des *Colchico-Mesobrometum*, das ja nie beweidet wird, müssen als locker bis sehr locker bezeichnet werden. Als Hypothese für das Zustandekommen der Lockerheit kann man annehmen, dass wegen des recht hohen Bodenwassergehaltes der lockernde Effekt des Ausfrierens im Winter in diesen Böden stark ist und dass die Böden bis zum Datum der Messungen (5. April) noch nicht Zeit hatten, wieder zusammenzusinken.

Verglichen mit dem Porenvolumen eines gut durchwurzelten, normalen Waldbodens, ist das Porenvolumen (in 0–10 cm) des *Teucrio-Mesobrometum* ziemlich gross, das des *Colchico-Mesobrometum* gross. Bei dieser Assoziation ist es auch in 10–20 cm noch gross, wogegen es beim *Teucrio-Mesobrometum* wegen des hohen Skelettgehaltes nach unten rasch sehr kleine Werte annehmen dürfte.

Das für das *Teucrio-Mesobrometum* berechnete Volumen der festen Bodenteilchen entspricht den von Quantin (1935) für das *Mesobrometum* angegebenen Werten gut.

5. *Wasserfaktor*

a. Bodenwassergehalte

Wie aus den Wassergehaltsbestimmungen (Tab. 4, S. 52) hervorgeht, sind die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* trockener als die des *Colchico-Mesobrometum*. Während der Untersuchungsperiode, dem regenreichen Spätsommer und Herbst 1965 und dem zeitweise trockenen Frühjahr 1966, enthielt die Feinerde in 1–7 cm Tiefe unter der trockenen Assoziation durchschnittlich 420 ml Wasser/l Boden, diejenige unter der frischen Assoziation hingegen 644 ml/l. Die Extremwerte betrugen 280 bzw. 690 ml Wasser/l Boden für die eine, 410 bzw. 870 ml/l für die andere Assoziation.

Diese «absoluten» Wassergehalte, d.h. die Angabe in ml Wasser/l Boden, genügen für ökologische Betrachtungen jedoch nicht, denn es ist noch sehr wichtig zu wissen, wie fest (mit welcher Saugspannung) das Wasser vom Boden festgehalten wird, ob die Pflanzenwurzeln es ihm überhaupt entziehen können und, wenn ja, mit welchem Energie-Aufwand. Hierüber geben die im folgenden Abschnitt dargestellten Desorptionskurven der Böden Aufschluss. Erst mit ihrer Kenntnis können die Bodenwassergehalte ökologisch interpretiert werden.

Ausser von der Saugspannung hängt die Wasserversorgung der Pflanzen noch vor allem von der Wasserdurchlässigkeit des Bodens ab. Diese nimmt mit steigender Saugspannung rasch sehr kleine Werte an (vgl. Richard 1964, Fig. 5).

b. Wasserbindung (Saugspannung), Desorptionskurven und pflanzenverwertbares Wasser

Die *Saugspannung* (Wasserbindung, Feuchtigkeitstension) ist diejenige Kraft, mit der Wasser im ungesättigten Boden festgehalten wird (vgl. RICHARD und BEDA 1953, RICHARD 1959). Um dem Boden Wasser zu entziehen, muss die Pflanze eine Gegenkraft aufbringen, die ein wenig grösser ist als die Saugspannung im betreffenden Boden.

Die Saugspannung des Bodens kann experimentell bestimmt werden (siehe S. 34). Beim gleichen Wassergehalt ist sie je nach Boden ganz verschieden. So wird zum Beispiel (RICHARD 1959, Fig. 1) bei einem Gehalt von 13 g Wasser/100 g Boden dieses Wasser im Sandboden «Chablais» mit einer Saugspannung von etwa 0,01 at festgehalten, in der Lösslehmbraunerde «Allschwil» hingegen mit etwa 5 at. Im ersten Fall kann die Pflanze das Wasser dem Boden mit Leichtigkeit entziehen, im zweiten Fall ist dafür ein grosser Energie-Aufwand nötig. Dieses Beispiel zeigt, wie wichtig es für ökologische Überlegungen ist, neben dem «absoluten» Wassergehalt auch noch die Saugspannung des Bodens beim betreffenden Wassergehalt zu kennen.

Die graphische Darstellung des Zusammenhanges zwischen Wassergehalt und Saugspannung im Boden (wenn er experimentell einem Austrocknungsprozess unterworfen wird) ist die *Desorptionskurve*. Diese Kurve gibt Aufschluss über die Saugspannung, d.h. die Kraft, die die Pflanze aufwenden muss, um dem Boden bei bestimmten Feuchtigkeitsgehalten Wasser zu entziehen. Jeder Boden hat seine eigene, charakteristische Desorptionskurve.

Ökologisch von besonderer Bedeutung sind zwei Punkte bzw. Bereiche auf dieser Kurve.

Die *Feldkapazität* (FC); das ist der Wassergehalt, der sich in einem normaldurchlässigen Boden 2 bis 3 Tage nach einem starken Regen, also nach Sättigung, jeweils einstellt. In dieser Zeit fliesst das in den Grobporen ($\varnothing > 8{,}5\ \mu$) nur schwach gebundene Wasser unter dem Einfluss der Schwerkraft in tiefer gelegene Horizonte ab. Wegen seiner kurzfristigen Anwesenheit im Oberboden kommt dieses sogenannte Gravitationswasser für die Versorgung der Pflanzen kaum in Betracht. Hat der Wassergehalt Feldkapazität erreicht, so hört die Wasserbewegung praktisch auf, und alle Grobporen sind mit Luft gefüllt, dienen also der Bodendurchlüftung.

Der *permanente Welkepunkt* (PWP); das ist der Bodenwassergehalt, bei dessen Erreichen die Pflanzen irreversibel zu welken beginnen. Der Grund für das Welken ist, dass das Wasser dann so stark vom Boden festgehalten wird, dass in der Regel die Saugkraft der Pflanzen nicht ausreicht, es ihm zu entziehen.

Es ist gezeigt worden, dass diese beiden Punkte für die meisten normaldurchlässigen Böden bei den Saugspannungswerten $\sim 1/3$ at für die Feldkapazität (FC) und 15 at für den permanenten Welkepunkt (PWP) liegen (vgl. z.B. RICHARD 1959). Die Wassergehalte bei diesen Punkten sind jedoch je nach Boden ganz verschieden.

Aus dem Gesagten ist abzuleiten:

1. Das den Pflanzen tatsächlich zur Verfügung stehende Wasser ist diejenige Fraktion des Bodenwassers, die nach dem Erreichen der Feldkapazität noch im Boden vorhanden ist, aber mit weniger als 15 at vom Boden festgehalten wird. Diese Fraktion des Bodenwassers wird «*pflanzenverwertbares Wasser*» (W_V) genannt; sie ist die Differenz zwischen dem Wassergehalt bei Feldkapazität und dem Wassergehalt beim permanenten Welke-

punkt. Ökologisch von grosser Bedeutung ist, dass nicht alles verwertbare Wasser von der Pflanze mit demselben Energie-Aufwand aufgenommen werden kann, denn nicht alles wird gleich stark vom Boden festgehalten. Das mit weniger als 0,8–1 at gebundene Wasser ist von den Pflanzen «leicht» aufnehmbar; das mit mehr als 1 at gebundene hingegen nur «langsam» (Frei und Juhász 1963). Sind die Pflanzen gezwungen, vom langsam aufnehmbaren Wasser zu leben, so «reduzieren sie die Transpirationsrate und auch die Wachstumsgeschwindigkeit; schon einige Zeit vor Eintritt des Welkens wird das Wachstum fast ganz eingestellt» (Frei und Juhász 1963). Diese Ansicht über die verschiedene Aufnehmbarkeit des verwertbaren Wassers wird von Veihmeyer (1956) nicht geteilt. Nach diesem Autor ist nur 0,07% mehr Energie nötig, um Wasser beim permanenten Welkepunkt zu transpirieren, als wenn der Boden wassergesättigt ist. Dieses Ergebnis wurde aber unter besonderen, z.T. unnatürlichen Versuchsbedingungen erhalten, weswegen es zum Verständnis der Ökologie der Halbtrockenrasen nicht Wesentliches beitragen kann.

2. Das *Grobporenvolumen* (V_g) eines Bodens ist die Differenz zwischen Porenvolumen (V_p) (siehe S. 56) und Wassergehalt bei Feldkapazität (in ml/l). Da das Grobporenvolumen das Volumen all derjenigen Poren ist, die schon 2–3 Tage nach einem ergiebigen Regen kein Wasser mehr, sondern Luft enthalten, stellt es ein Mass für die Luft- und damit die Sauerstoffversorgung im Wurzelraum dar.

In Tab. 6 sind die Wassergehalte der Oberböden von Trespen-Halbtrockenrasen bei Sättigung, Feldkapazität und beim permanenten Welkepunkt in Gewichtsprozenten aufgeführt. Für die in den Druckapparaturen gemessenen Werte sind zudem noch die Standardabweichung des Mittelwertes und die

Tab. 6. Wasserbindung (= Saugspannung) und pflanzenverwertbares Wasser in Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel. Angaben in Gewichtsprozenten (% g).

Probefläche	Horizont	Bodenwassergehalt bei der Saugspannung							pflanzenverwertbares Wasser
		0 at Sättigung*	~ ⅓ at FC		2 at		15 at PWP		
	cm	% g	% g	s %**	% g	s %	% g	s %	% g
Teucrio-Mesobrometum									
A1, Bözen	0–10	43,7	39,6 ± 2,9	20,6	37,0 ± 5,0	38,1	31,3 ± 1,8	16,7	8,3
B3, Blauen	0–10	47,9	37,9 ± 5,3	36,9	38,4 ± 5,0	32,2	29,6 ± 4,1	33,8	8,3
Colchico-Mesobrometum									
A3, Elfingen	2–10	77,8	73,7 ± 3,2	10,8	55,0 ± 1,8	8,3	37,2 ± 0,8	6,1	36,6
	12–20	56,8	44,9 ± 2,1	13,4	34,4 ± 2,0	16,6	25,0 ± 1,3	14,3	19,9
B7, Metzerlen	2–12	77,0	57,8 ± 0,9	4,4	53,1 ± 2,1	11,7	35,2 ± 0,8	6,3	22,6
	12–20	61,6	50,3 ± 1,6	7,8	47,5 ± 0,8	4,7	33,6 ± 1,2	9,8	16,7

Probeentnahme: 5. April 1966

* Aus den entsprechenden Werten in Tab. 7 durch Division durch die scheinbare Dichte (vgl. Tab. 5) errechnet
** s % = Streuung in Prozenten des Mittelwertes

Streuung in Prozenten des Mittelwertes angegeben. Wie erwartet, sind diese Streuungen vor allem für die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* recht gross, denn die Bodenproben waren inhomogen und zum Teil skelettreich. Aus methodischen Gründen sind also die Werte der Tab. 6 (und 7) nur grössenordnungsmässig richtig. Sie geben nur angenähert Aufschluss über die Verhältnisse im gewachsenen Boden. In der letzten Spalte von Tab. 6 ist der Gehalt an pflanzenverwertbarem Wasser aufgeführt.

Für Tab. 7 wurden die Werte der Tab. 6 durch Multiplikation mit der scheinbaren Dichte (siehe Tab. 5) in ml/l umgerechnet. Da sie sich auf Volumina, also auf den Wurzelraum beziehen, sind diese Werte für ökologische Überlegungen besser geeignet als die in Gewichtsprozenten. Tab. 7 enthält auch noch die Werte für das Grobporenvolumen. Zum Vergleich sind ausser-

Tab. 7. Wasserbindung (= Saugspannung), pflanzenverwertbares Wasser und Grobporenvolumen in Böden unter Trespen-Halbtrockenrasen im Jura bei Basel und, aus RICHARD (1959), der Lösslehmbraunerde «Allschwil». Angaben in ml/l Boden.

Probefläche	Horizont	Bodenwassergehalt bei der Saugspann.				pflanzenverwertbares Wasser	Grobporenvolumen
		0 at Sättigung*	~ ⅓ at FC	2 at	15 at PWP		
	cm	ml/l	ml/l	ml/l	ml/l	ml/l	ml/l
Teucrio-Mesobrometum							
A1, Bözen	0–10	531	481	450	381	100	50
B3, Blauen	0–10	554	440	445	344	96	114
Durchschnitt	0–10	542	460		362	98	82
Colchico-Mesobrometum							
A3, Elfingen	2–10	670	635 (600)◊	475	321	315 (279)	35 (70)
	12–20	596	473	362	263	210	123
B7, Metzerlen	2–12	670	501	459	305	196	169
	12–20	616	503	475	336	167	113
Durchschnitte	2–11	670			313	256 (237)	102 (119)
	12–20	606			299	189	118
	2–20				306	222 (213)	110 (119)
Zum Vergleich: Laubmischwald auf Lösslehmbraunerde «Allschwil»	25–35	760	386	280	114	272	374

Probeentnahme: 5. April 1966
* Wassergehalt bei Sättigung entspricht dem Porenvolumen (vgl. Tab. 5), denn bei Sättigung sind alle Poren mit Wasser gefüllt
◊ Kleinster, noch innerhalb der Standardabweichung des Mittelwertes liegender Wert (vgl. Tab. 6 und siehe S. 61)
( ) Die Werte in ( ) beruhen auf einem Wassergehalt bei Feldkapazität im Boden der Probefläche A3 (2–10 cm) von 600 ml/l

dem noch die entsprechenden Werte für die Lösslehmbraunerde «Allschwil» aufgeführt (Richard 1959), die ein Beispiel für gute, normaldurchlässige und produktionskräftige Böden mit grosser, aber nicht wachstumsschädigender Wasserreserve ist (Richard 1963).

In den Abb. 5 und 6 sind die Werte der Tab. 6 und 7 graphisch als Desorptionskurven dargestellt. Die beiden Kurven des *Teucrio-Mesobrometum* entsprechen einander sehr gut. Dies trifft, abgesehen vom Wert für die Feldkapazität, auch für die Kurven des *Colchico-Mesobrometum* zu. Wegen dieser guten Übereinstimmung darf den vier Kurven im folgenden ein recht grosser Aussagewert beigemessen werden. Der steile Verlauf der Kurven für die Böden des *Teucrio-Mesobrometum* zeigt deutlich, dass diese nur wenig pflanzenverwertbares Wasser enthalten können und dass das Grobporenvolumen klein ist. Beim *Colchico-Mesobrometum* verlaufen die Kurven vor allem zwischen der Feldkapazität und dem permanenten Welkepunkt ziemlich flach, was einen grossen Anteil an verwertbarem Wasser bedeutet.

Die Desorptionskurve für den Oberboden der Probefläche A3 weist eine Unklarheit auf, indem der Wassergehalt bei Feldkapazität im Vergleich zum Wassergehalt bei Sättigung viel zu hoch ist. Dies beruht eindeutig nicht auf Fehlern bei den Messungen, sondern ziemlich sicher darauf, dass die Bodenproben im Humusgehalt recht ungleich waren. In der Probefläche A3 wurden nämlich humusreiche, «speckige» und nasse Stellen im sonst mineralerdereichen Oberboden festgestellt (vgl. S. 50). Für die folgenden Berechnungen wurde für den Wassergehalt bei Feldkapazität im Oberboden der Probefläche A3 der kleinste noch innerhalb der Grenzen der Standardabweichung des Mittelwertes liegende Wert genommen, nämlich 70 %g, das entspricht abgerundet 600 ml/l. Nur so ergeben sich sinnvolle Resultate.

Der Anteil an pflanzenverwertbarem Wasser in den Oberböden (0–10 cm) der zwei Bestände des *Teucrio-Mesobrometum* beträgt etwa 100 ml/l Boden. Beim *Colchico-Mesobrometum* beträgt der Anteil in 2–11 cm Tiefe durchschnittlich 237 ml/l, in 12–20 cm 189 ml/l. Der Vergleich dieser drei Messwerte mit dem der Lösslehmbraunerde, die eine grosse Wasserkapazität hat, zeigt, dass die Böden unter den Trespen-Halbtrockenrasen keine sehr grosse Wasserreserve enthalten können. (Weitere Überlegungen zum verwertbaren Wasser siehe in den folgenden Abschnitten.)

Der Anteil des mit mehr als 15 at gebundenen, von den Pflanzen also nicht aufnehmbaren Wassers ist in allen untersuchten Bodenhorizonten sehr gross. Er beträgt im Oberboden (2–20 cm) des *Colchico-Mesobrometum* durchschnittlich 306 ml/l Boden, also etwa die Hälfte des maximalen Wassergehaltes (Sättigung). Im Oberboden (0–10 cm) des *Teucrio-Mesobrometum* beträgt der Anteil des nicht aufnehmbaren Wassers durchschnittlich 362 ml/l Boden,

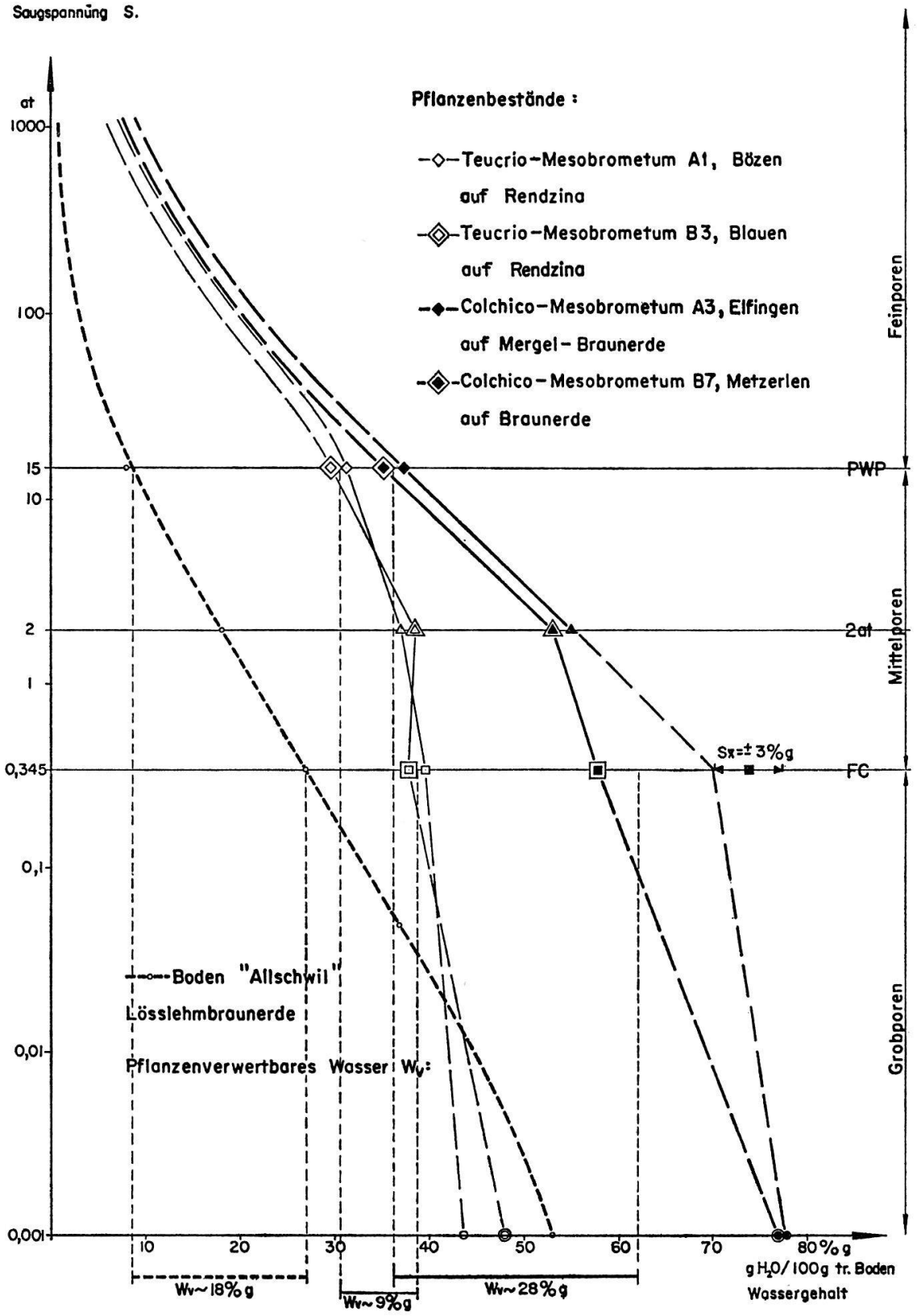

Abb. 5. Desorptionskurven und verwertbares Wasser von Böden unter Mesobrometen (ca. 0–10cm Tiefe) und, aus Richard (1959), der Lösslehmbraunerde "Allschwil" (25–35cm Tiefe). Wassergehalte in Gewichtsprozenten.

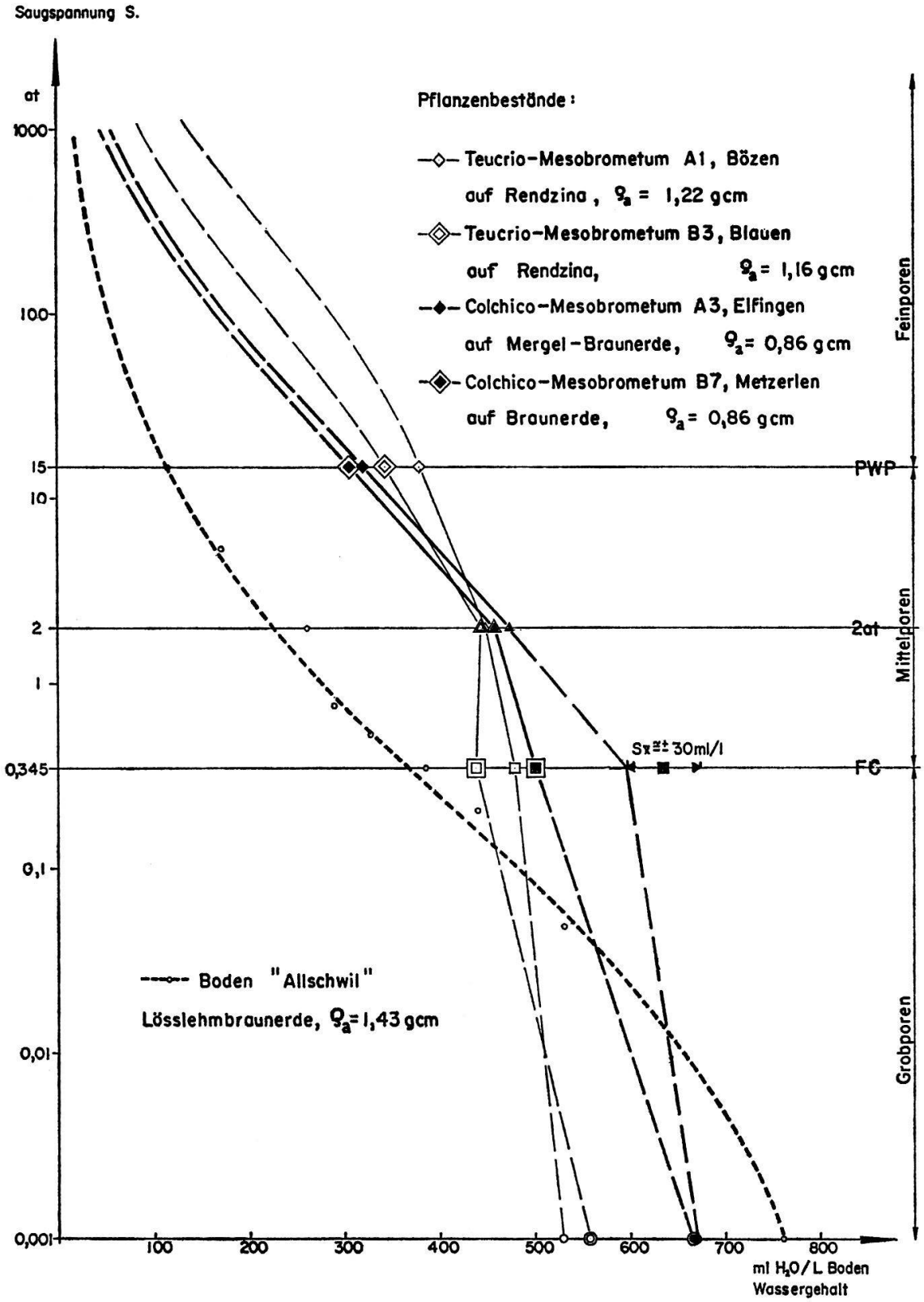

Abb. 6. Desorptionskurven von Böden unter Mesobrometen (~0-10cm Tiefe) und, aus Richard (1959), der Lösslehmbraunerde "Allschwil" (25-35cm Tiefe). Wassergehalte in ml Wasser/LBoden.

also sogar zwei Drittel des maximalen Wassergehaltes. Was für ein falsches Bild von der Wasserversorgung der Trespen-Halbtrockenrasen geben also die durch Trocknung bei 105 °C bestimmten «absoluten» Wassergehalte!

Die für das Grobporenvolumen erhaltenen Werte werden auf S. 72 dargestellt und diskutiert.

c. Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser im Hauptwurzelraum

Bei der Abschätzung der gesamten Menge Bodenwasser, die für die Versorgung der Pflanzen in Frage kommt, müssen folgende Punkte berücksichtigt werden:

1. Die Tiefe, bis zu der die Pflanzen Wasser entnehmen können. Viele Arten der Trespen-Halbtrockenrasen werden in der Literatur (Ellenberg 1952) als Flach- bis Mitteltiefwurzler angegeben, durchwurzeln also nur die obersten 50 cm intensiv. Für die mittlere Maximaltiefe der Wurzelspitzen von 11 Arten in einem Halbtrockenrasen bei Göttingen (auf Wellenkalk) gibt Bornkamm (1958) Werte von 20 cm (bei *Hieracium pilosella* und bei *Festuca ovina* s.l.) bis zu 70 cm (bei *Bromus erectus* und bei *Scabiosa columbaria*) an.

2. Die Menge pflanzenverwertbaren Wassers in den verschiedenen Horizonten. Diese nimmt aus strukturellen Gründen (Porenverteilung) in einem Bodenprofil von oben nach unten ab (siehe Tab. 7, S. 60).

3. Der Skelettgehalt in den einzelnen Horizonten. Dieser nimmt im allgemeinen von oben nach unten zu, also wiederum die Menge verwertbaren Wassers von oben nach unten ab (siehe z. B. Zoller 1947 und 1954b und Brügger et al. 1963).

4. Grundwasser oder Hangwasser. Diese beiden Faktoren spielen, wie die Bodenprofile zeigen, für die Versorgung des *Teucrio-Mesobrometum* (ausser Probefläche D3) keine, für die des *Colchico-Mesobrometum* hingegen eine bedeutende Rolle. Wenige Meter neben den Probeflächen A3 und A4 fliesst sogar ein zeitweise wasserführender Bach.

5. Der kapillare Wasseraufstieg aus tieferen Bodenschichten. Dieser ist meist sehr langsam (wenige mm/Tag), und die Aufstiegshöhe beträgt höchstens einige Dezimeter (Scheffer und Schachtschabel 1966). Er spielt für die Wasserversorgung der untersuchten Halbtrockenrasen keine Rolle, da sie keinen oberflächennahen Grundwasserspiegel haben (vgl. hingegen das *Stachyo-Brometum* in Ellenberg und Klötzli 1967).

Bei der Aufnahme der Bodenprofile (siehe S. 48) konnten wichtige Aufschlüsse zu den Punkten 1, 3, 4 und 5 gewonnen werden.

Aus den Werten der Tab. 7 (S. 60) kann, unter Berücksichtigung der Punkte 1 bis 5, die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser im Hauptwurzelraum (oberste 50–60 cm) durch Extrapolation berechnet werden. In Böden der Probeflächen A 1 und B 3 ist diese Kapazität höchstens dreimal so gross wie in den obersten 10 cm; denn bei der Probefläche A 1 steht schon in 20 cm das Muttergestein an, bei B 3 ist dies in 30 cm der Fall. Bei der Probefläche B 7 hat es zwischen 25 und 40 cm sehr skelettreiche Schichten (Skelettgehalt > 50 %), welche gegen unten in weniger skelettreiche übergehen. Die Kapazität für verwertbares Wasser in den obersten 50–60 cm wird also etwa zweimal so gross sein wie die in den obersten 20 cm. Bei der Probefläche A 3 ist die Schätzung schwieriger. Weniger als doppelt so gross wie in den obersten 20 cm wird die Kapazität für verwertbares Wasser im Hauptwurzelraum jedoch nicht sein, denn der Anteil an verwertbarem Wasser nimmt unterhalb 20 cm Tiefe nicht mehr so stark ab wie zwischen 2—10 cm (279 ml/l) und 12—20 cm (210 ml/l).

In Tab. 8 (S. 65) sind die durch diese Extrapolation erhaltenen Werte sowie die, die Künzli (1967) in den Böden von Düngewiesen bestimmt hat, zusammengestellt. Die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser (= maximale

Tab. 8. Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser (= maximale Wasserreserve) im Hauptwurzelraum unter Trespen-Halbtrockenrasen und, aus Künzli (1967), unter Glatthaferwiesen.

Pflanzengesellschaft	Probefläche	Horizonte cm	verwertbares Wasser mm
Teucrio-Mesobrometum	A 1	bis 50–60	30
Teucrio-Mesobrometum	B 3	bis 50–60	29
Durchschnitt		bis 50–60	30
Salbei-Glatthaferwiese	A 622	bis 70	61*
Salbei-Glatthaferwiese	A 632	bis 55	48*
Colchico-Mesobrometum	A 3	bis 50–60	98
Colchico-Mesobrometum	B 7	bis 50–60	73
Durchschnitt		bis 50–60	86
Glatthaferwiese, typische	A 492	bis 70	80*
Glatthaferwiese, typische	A 621	bis 80	118*

* Verwertbares Wasser definiert als Wassergehalt bei 0,1 at minus Wassergehalt bei 15 at

Wasserreserve) im Hauptwurzelraum (oberste 60 cm) beträgt beim *Teucrio-Mesobrometum* etwa 30 mm. Beim *Colchico-Mesobrometum* beträgt die Kapazität für pflanzenverwertbares Wasser etwa 90 mm. Nach Frei und Juhász (1963) sind Wasserreserven von weniger als 100 mm schon als gering anzusehen. Die Wasserreserve im Wurzelraum der trockenen Assoziation ist also sehr gering. Bei der frischen Assoziation ist die Wasserreserve hingegen als fast genügend anzusehen, dies um so mehr als in den Horizonten unterhalb des Hauptwurzelhorizontes auch noch verwertbares Wasser vorhanden ist, das die Pflanzen in Trockenperioden durch einzelne tiefer reichende Wurzeln aufnehmen können.

Wie gesagt sind in Tab. 8 den soeben diskutierten Werten noch diejenigen gegenübergestellt, die Künzli (1967) für die den Halbtrockenrasen standörtlich entsprechenden Düngewiesen berechnet hat. Künzli erhielt meist höhere Werte, weil er auch das Wasser, das mit 0,1–0,345 at vom Boden festgehalten wird, im verwertbaren Wasser miteinbezog, was bei den eigenen Messungen nicht geschehen ist. Bestünde nicht dieser methodische Unterschied, so wäre die Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen von Künzli und den eigenen noch besser.

d. Wasserverbrauch

Nach Pisek und Cartellieri (1941) beträgt an einem sonnigen Sommertag der Wasserverbrauch (Transpiration) der Pflanzendecke einer «Trockenwiese» (mageres *Brometum*) etwa 2,6 mm. Die Artenliste dieser Trockenwiese zeigt, dass sie dem *Teucrio-Mesobrometum* ähnlich ist; daher kann die Transpirationszahl von 2,6 mm Wasser/Tag für diese Assoziation übernommen werden.

In der gleichen Arbeit ist auch der Wasserverbrauch einer «mähreifen Fettwiese» angegeben (4,3 mm/Tag). Mit Hilfe dieses Wertes lässt sich der Wasserverbrauch des *Colchico-Mesobrometum* abschätzen. Die Pflanzendecke dieser Assoziation ist üppiger als die des *Teucrio-Mesobrometum*, aber weniger üppig als die einer «mähreifen Fettwiese». Ihr Wasserverbrauch liegt also sicher zwischen den Werten dieser beiden Pflanzengesellschaften. Er kann mit 3,4 mm/Tag angenommen werden, dem Mittel aus den obigen Werten.

Auch durch Evaporation direkt von der Bodenoberfläche geht für den Standort Wasser verloren. Sicher ist beim *Colchico-Mesobrometum* die Evaporation im Vergleich zur Transpiration gering, weil es 100% des Bodens deckt und recht üppig ist. Anders liegen die Verhältnisse beim *Teucrio-Mesobrometum*, das meist nur 80–90% deckt und viel weniger üppig ist. Hier spielt die Evaporation sicher eine Rolle. Bei den Überlegungen und Berechnungen der

folgenden Kapitel wurde aber, der Einfachheit halber, die Evaporation nicht berücksichtigt.

e. Wasserversorgung während der Untersuchungsperiode

Die in den folgenden Kapiteln mitgeteilten Ergebnisse sind nicht abschliessend, sondern sie stellen den Versuch dar, mit Hilfe von Literaturangaben und den eigenen Messwerten Einblicke in den Wasserhaushalt der Trespen-Halbtrockenrasen zu gewinnen; denn es ist ja nicht möglich, mit 4 Desorptionskurven und den üblichen Wassergehaltsbestimmungen die Wasserversorgung zweier Assoziationen zu charakterisieren.

Wasserversorgung des *Teucrio-Mesobrometum*

Die durchschnittliche Wasserversorgung des *Teucrio-Mesobrometum* genügte nicht, um ein optimales Wachstum zu ermöglichen, und dies, obwohl die Untersuchungsperiode recht feucht war. Nach Abb. 6 (S. 63) entspricht dem durchschnittlichen Wassergehalt der Feinerde in 1–7 cm Tiefe (420 ml/l Boden) die recht grosse Saugspannung von etwa 3 at. Dieser Wert besagt, dass den Pflanzen im Oberboden meistens nur langsam und mit grossem Energieaufwand aufnehmbares Wasser zur Verfügung stand, der Oberboden also trocken war. In Anbetracht der feuchten Witterung, die während der Untersuchungsperiode herrschte, erstaunt diese Tatsache sehr. Das rasche Austrocknen hängt aber natürlich damit zusammen, dass die Böden übermässig durchlässig sind, das Gravitationswasser somit schon nach 12–48 Stunden aus dem Wurzelraum nach unten abgeflossen ist. Ausserdem ist der leicht aufnehmbare Anteil des verwertbaren Wassers ($S \leqq 0{,}8$–1 at) sehr klein, nach Abb. 6 (S. 63) nur 2–4 mm/0–10 cm Tiefe, also rasch verbraucht. Wenige Tage, nachdem es geregnet hat, ist der Oberboden des *Teucrio-Mesobrometum* also wieder trocken (vgl. auch Zoller 1954b, Abb. 5).

Dem am 16. Mai 1966 gemessenen Minimalwert von 280 ml Wasser/l Boden sowie den dreimal gemessenen Werten von 320 ml/l entsprechen Saugspannungen, die eindeutig grösser als diejenigen am permanenten Welkepunkt sind. Dann war also aus dem Oberboden (1–7 cm) überhaupt kein Wasser mehr aufzunehmen. Die Pflanzen welkten aber trotzdem nicht, da sie aus tieferen Bodenschichten noch genügend Wasser aufnehmen konnten.

Wasserversorgung des *Colchico-Mesobrometum*

Während der recht feuchten Untersuchungsperiode waren die Pflanzen des *Colchico-Mesobrometum* meist gut mit Wasser versorgt.

Nach Abb. 6 (S. 63) entspricht dem durchschnittlichen Wassergehalt der Feinerde in 1–7 cm Tiefe (644 ml/l Boden) eine Saugspannung von grössen-

ordnungsmässig 0,01 at, also kleiner als die Feldkapazität. Der Oberboden war also, wie das auch bei den Probeentnahmen beobachtet wurde, meist partiell mit Wasser gesättigt. Für das schlechte Abfliessen des Gravitationswassers sind sicher die undurchlässigen Tonschichten verantwortlich, die bei den Profilaufnahmen festgestellt wurden.

Den vier geringsten im Oberboden gemessenen Wassergehalten, zwischen 410 und 450 ml/l Boden, entsprechen Saugspannungen zwischen 2 und 4 at. Dies bedeutet, dass dann im Oberboden nur noch langsam aufnehmbares Wasser vorhanden war. Es trat aber trotzdem wohl keine Verringerung der Wachstumsgeschwindigkeit ein, da in tiefer gelegenen Bodenschichten noch genug leicht aufnehmbares Wasser vorhanden war.

Über den Einfluss der hohen Wassersättigungsgrade der Böden des *Colchico-Mesobrometum* auf die Sauerstoffversorgung der Wurzeln siehe S. 72.

Vergleich zwischen den beiden Assoziationen

Die durchschnittliche Wasserversorgung der Pflanzen des *Teucrio-Mesobrometum* während der Untersuchungsperiode war ungenügend. Nur ausnahmsweise war die Wasserversorgung der Pflanzen des *Colchico-Mesobrometum* aus dem Oberboden gleich schlecht wie die der Pflanzen des *Teucrio-Mesobrometum;* sonst war sie immer gut. Vereinfacht und prägnant ausgedrückt: «Wenn das *Colchico-Mesobrometum* ausnahmsweise schlecht mit Wasser versorgt war, so war es gleich stark mit Wasser versorgt wie das *Teucrio-Mesobrometum* im Durchschnitt.»

Es ist sehr bemerkenswert, dass sogar während des feuchten Sommers 1965 so entscheidende Unterschiede in der Wasserversorgung der beiden Pflanzengesellschaften festgestellt werden konnten.

f) Wasserversorgung während Trockenperioden; die entscheidende Bedeutung des Wasserfaktors

Die in den vorhergehenden Kapiteln dargelegten Ergebnisse ermöglichen es, einige Berechnungen zur Wasserversorgung während Trockenperioden anzustellen. Das Resultat dieser Berechnungen wird mit den von Zoller (1954b) während der trockenen Sommer 1947 und 1949 gemessenen Bodenwassergehalten verglichen.

Die Kapazität an pflanzenverwertbarem Wasser im gesamten Wurzelraum beträgt am Standort des *Colchico-Mesobrometum* 86 mm, an dem des *Teucrio-Mesobrometum* 30 mm (Tab. 8, S. 65). Dies bedeutet, dass unter sonst vergleichbaren Bedingungen die Pflanzen auf dem feuchten Standort dreimal

später unter Wassermangel zu leiden beginnen als auf dem trockenen. Der Einfluss des Lokalklimas auf die Evapotranspiration verstärkt diesen, wie wir sehen werden, entscheidenden Unterschied zwischen den beiden Standorten noch mehr, denn das *Colchico-Mesobrometum* stockt meist auf Nordhängen, das *Teucrio-Mesobrometum* meist auf offenen, sonnigen Südhängen.

Die Klimaverhältnisse haben die Bodenbildung und damit die Wasserkapazität des Bodens entscheidend beeinflusst. Somit liegt letzten Endes im Unterschied im Lokalklima eine der Hauptursachen für die Verschiedenheit von *Colchico-Mesobrometum* und *Teucrio-Mesobrometum* (vgl. auch S. 51), dies um so mehr als die beiden Assoziationen nicht auf grundlegend verschiedener geologisch-petrographischer Unterlage stocken. Auch die Unterschiede in der Bewirtschaftung sind, wenigstens in gewissen Gebieten, nicht sehr wesentlich. Man könnte also sagen, dass der Bodenwasserfaktor nur eine der «Formen» ist, in denen sich der entscheidende lokalklimatische Unterschied zwischen dem *Colchico-Mesobrometum*- und dem *Teucrio-Mesobrometum*-Standort auf die Pflanzen auswirkt. Im Laufe der Zeit hat auch die Pflanzendecke selbst wesentlich dazu beigetragen, dass sich die beiden Standorte so sehr voneinander unterscheiden – Klima und Boden bzw. geologische Unterlage sind aber doch in erster Linie ausschlaggebend.

Am stärksten und am entscheidendsten wirkt sich der Bodenwasserfaktor während Trockenperioden aus. Einige Berechnungen sollen dies verdeutlichen.

Die Zeitspanne bis zum Erreichen des permanenten Welkepunktes ist die Summe aus der Zeitspanne, die verstreicht, bis sich die Feldkapazität im Boden eingestellt hat, und der Zeitspanne, für die das pflanzenverwertbare Wasser ausreicht.

Es kann angenommen werden, dass sich nach einem starken Regen die Feldkapazität in den meist normaldurchlässigen Böden des *Colchico-Mesobrometum* innert 3 Tagen einstellt, in den übermässig durchlässigen des *Teucrio-Mesobrometum* hingegen schon innert 2 Tagen.

Die Zeitspanne, für die das verwertbare Wasser ausreicht, kann nicht berechnet werden, da die Pflanzen ihren Wasserverbrauch (durch Transpiration) mit abnehmendem Bodenwassergehalt reduzieren (vgl. S. 59 und z. B. Frei 1954) und die Abhängigkeitsbeziehung zwischen dem Wasserverbrauch unter natürlichen Bedingungen und dem Bodenwassergehalt nicht bekannt ist. Um aber trotzdem einen Einblick in die Wasserversorgung der Halbtrockenrasen während Trockenperioden zu erhalten, soll nun berechnet werden, wie viele Tage es ginge, bis alles verwertbare Wasser verbraucht wäre, wenn der Wasserverbrauch konstant bliebe. Diese Zeitspanne erhält man durch die Division der Kapazität für verwertbares Wasser (86 mm bei der feuchten Assoziation, 30 mm bei der trockenen) durch den Wasserverbrauch (3,4 mm/Tag bzw. 2,6 mm/Tag). Es ergibt sich für das *Colchico-Mesobrometum* eine Zeitspanne von 25 Tagen, für das *Teucrio-Mesobrometum* eine solche von 12 Tagen.

Addiert man zu diesen Zahlen die Anzahl Tage, die es geht, bis sich die Feldkapazität eingestellt hat, so erhält man die niederschlagsfreie Zeitspanne, die nach einem ergiebigen Regen verstreicht, bis der Boden kein von den Pflanzen aufnehmbares Wasser mehr enthält, unter der Voraussetzung, dass der Wasserverbrauch konstant ist. Diese Zeitspanne beträgt beim *Colchico-Mesobrometum* 4 Wochen, beim *Teucrio-Mesobrometum* 2 Wochen. Es ist bemerkenswert, dass sich ein derart grosser Unterschied zwischen den beiden Assoziationen ergibt, obwohl für die Berechnung der Wasserverbrauchswert derjenigen Pflanzengesellschaft benutzt wurde, die an den Standort angepasst ist. Trockenperioden (nach der Definition von Dieckmann 1930) von 2 oder mehr Wochen Länge kommen während der Hauptvegetationszeit in der Gegend von Basel durchschnittlich alle 6 Jahre vor, solche von 4 oder mehr Wochen Länge gibt es durchschnittlich alle 60 Jahre (berechnet aus Angaben in Bider 1956). Dies bedeutet, dass auf dem Standort des *Teucrio-Mesobrometum* nur Arten konkurrenzfähig sind und bleiben, die Dürrezeiten überstehen können (vgl. Ellenberg 1963, S. 626–628). Auf die verschiedenen Anpassungsformen an Trockenperioden, vor allem durch Verminderung des Wasserverbrauches, sei hier nicht näher eingetreten (siehe darüber Ellenberg 1963, Walter 1962a und b, Bornkamm 1958, Killian und Lemée 1956 usw.). Die Arten auf dem Standort des *Colchico-Mesobrometum* brauchen hingegen an Dürre nicht angepasst zu sein, denn der Wasservorrat würde, sogar ohne eine Verminderung des Wasserverbrauches, für praktisch alle im Untersuchungsgebiet vorkommenden Trockenperioden ausreichen. Die Bezeichnungen Trespen-«Halbtrocken»rasen und *Colchico-«Meso»brometum* für diese Pflanzengesellschaft sind also ökologisch gesehen unzutreffend und würden besser durch die Bezeichnungen «Trespenrasen» und «*Colchico-Brometum*» ersetzt.

Zur Untermauerung all dieser Überlegungen und Berechnungen werden nun die von Zoller (1954b) in den trockenen Sommern 1947 und 1949 gemessenen Bodenwassergehalte mit Hilfe der eigenen Messwerte für die Feldkapazität, den 2-at-Wert und den permanenten Welkepunkt interpretiert. Diese Messwerte sind in Abb. 7, S. 71, graphisch dargestellt. Die Kurven zeigen folgendes:

- Der Boden des *Colchico-Mesobrometum* trocknete weniger rasch aus als der des *Teucrio-Mesobrometum* (Steilheit der Kurven).
- Beim *Colchico-Mesobrometum* wurde der permanente Welkepunkt in der Feinerde in 3–7 cm Tiefe nach 15 Tagen erreicht, beim *Teucrio-Mesobrometum* schon nach 6 Tagen. Die Pflanzen welkten dann natürlich noch nicht, weil in tieferen Schichten noch genügend verwertbares Wasser vorhanden war.

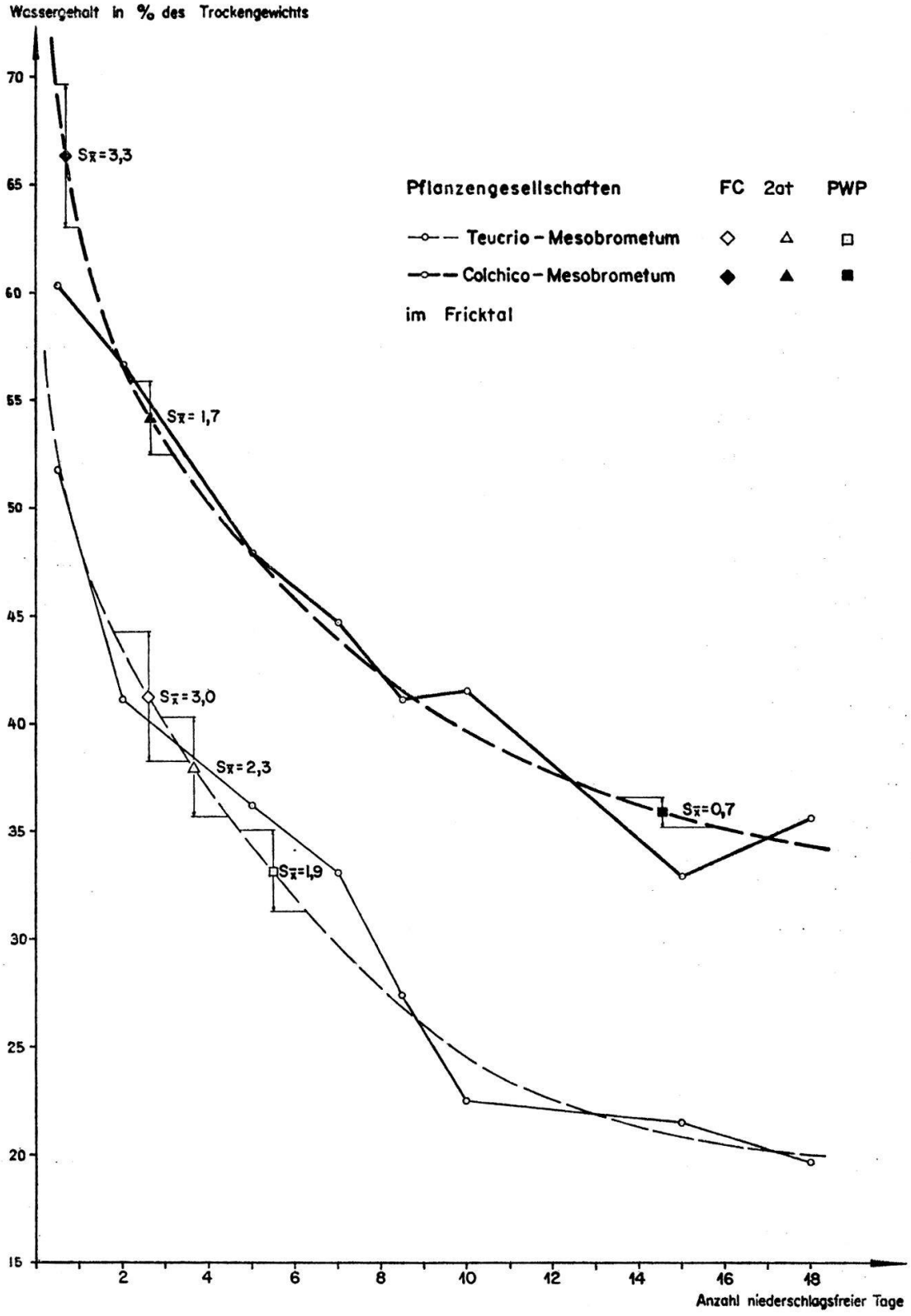

Abb. 7. Wassergehalte (in Gewichtsprozenten) der Feinerde in 3–7cm Tiefe unter Mesobremeten des Fricktals in Abhängigkeit von Trockenperioden. Umgerechnet aus Zoller (1954) und mit den Messergebnissen für FC, 2at und PWP ergänzt.

Die Verhältnisse in 3–7 cm Tiefe können wohl als Symptom für die Verhältnisse im Hauptwurzelraum betrachtet werden. Somit geht auch aus den Messungen von Zoller (1954b) sehr deutlich hervor, wie stark sich die beiden Assoziationen in der Wasserversorgung voneinander unterscheiden.

g. Bodenwassergehalte und Luftversorgung der Wurzeln

Der biologisch wichtige Faktor der Durchlüftung des Bodens hängt entscheidend vom Wassergehalt ab, weil die Grob- und die Mittelporen je nach dem Wassergehalt mit Luft oder mit Wasser gefüllt sind.

In den Oberböden des *Teucrio-Mesobrometum* beträgt das Grobporenvolumen 50–114 ml/l (Durchschnitt 82 ml/l). Die Bodendurchlüftung war aber trotz dieses relativ kleinen Grobporenanteils nicht schlecht, da sogar während der recht feuchten Untersuchungsperiode diese Poren meist mit Luft gefüllt waren. Dies geht daraus hervor, dass dem durchschnittlichen Wassergehalt der Feinerde (420 ml/l) eine Saugspannung entspricht, die grösser als die Saugspannung bei Feldkapazität ist (vgl. Abb. 6, S. 63).

Beim *Colchico-Mesobrometum* liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Das Grobporenvolumen beträgt in 2–11 cm Tiefe 70–169 ml/l (Durchschnitt 119 ml/l), in 12–20 cm Tiefe durchschnittlich 118 ml/l. Es würde genügen, um eine gute Bodendurchlüftung zu gewährleisten, denn nach Baver (1956) treten Sauerstoffmangel und somit Hemmung des Wurzelwachstums erst bei einem Luftporengehalt von weniger als 100 ml/l ein. Wie aus Abb. 6 aber hervorgeht, entspricht dem durchschnittlichen Wassergehalt (644 ml/l) eine Saugspannung von grössenordnungsmässig 0,01 at. Dies besagt, dass meist ein grosser Teil der Grobporen mit Wasser gefüllt war, so dass die Luftversorgung der Wurzeln ungenügend war.

h. Bodenwassergehalte und spezifische Wärme der Böden

Der Bodenwassergehalt beeinflusst das Wärmeklima des Bodens entscheidend. Der Grund hierfür liegt darin, dass sich die drei Phasen des Bodens in der spezifischen Wärme und in der Wärmeleitfähigkeit stark voneinander unterscheiden:

Phase	spez. Wärme
feste Bodenteilchen	0,58 cal cm^{-3} $grad^{-1}$
Wasser	1,00
Luft	0,0003

Aus diesen Werten ist ersichtlich, dass sich nasse Böden langsamer erwärmen und bei gleichem Wärmeangebot weniger hohe Temperaturen erreichen als trockene Böden. In den folgenden Ausführungen wird der Einfluss der Wärmeleitfähigkeit nicht berücksichtigt, da er sehr schwierig zu erfassen ist.

Die durchschnittlichen Wassergehalte der Feinerde betrugen im Oberboden des *Teucrio-Mesobrometum* 420 ml/l Boden, in dem des *Colchico-Mesobrometum* 644 ml/l (vgl. Tab. 4, S. 52). Die festen Bodenteilchen nehmen etwa 460 ml/l bzw. 330 ml/l ein (vgl. Tab. 5, S. 56). Eine grobe Überschlagsrechnung mit diesen Werten zeigt, dass die spezifische Wärme des Oberbodens des *Colchico-Mesobrometum* etwa 20% höher ist als die des *Teucrio-Mesobrometum*. Um die Oberböden der feuchten Assoziation auf dieselbe Temperatur zu erwärmen wie die der trockenen, ist also 20% mehr Wärme nötig (bei den oben angegebenen durchschnittlichen Wassergehalten). Bei der gleichen Temperatur und den betreffenden Wassergehalten enthalten die Oberböden des *Colchico-Mesobrometum* 20% mehr Wärme als die des *Teucrio-Mesobrometum;* sie kühlen sich also langsamer ab. Aus diesen bodenphysikalischen Gegebenheiten lässt sich ableiten, dass der Temperaturgang in den Oberböden des *Teucrio-Mesobrometum* höhere Maxima und tiefere Minima erreicht und dass die Durchschnittstemperatur höher liegt als beim *Colchico-Mesobrometum*. Diese Tatsachen sind für die Pflanzen vor allem in den Übergangsjahreszeiten, während Hitze- und während Trockenperioden von Bedeutung.

E. Diskussion

Stickstoffversorgung

Die Stickstoffversorgung der Trespen-Halbtrockenrasen ist gering. Der Vergleich der Stickstoffanlieferung aus dem Boden unter einem Halbtrockenrasen, 0,2–0,3 kg/Are und Jahr, mit den Stickstoffmengen, die die ihnen standörtlich entsprechenden Glatthaferwiesen *(Arrhenatheretum)* mit der Düngung erhalten, 0,6–1 kg/Are und Jahr (Gisiger 1968), zeigt dies sehr deutlich.

Die auf feuchten bis nassen Standorten vorkommenden ungedüngten Pfeifengraswiesen *(Molinietum)* und Seggenrieder (z. B. das *Caricetum davallianae*) sind etwa gleich schlecht mit Stickstoff versorgt wie die Trespen-Halbtrockenrasen (León, im Druck). Es kann also festgehalten werden, dass den Pflanzen der gedüngten Wiesengesellschaften etwa 2–5mal mehr Stickstoff zur Verfügung steht als denen der ungedüngten.